



П. Кемп, К. Армс

Введение в биологию

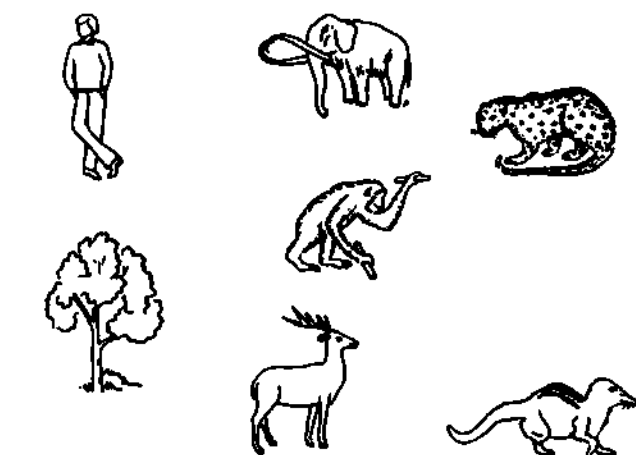
Издательство «Мир»

1984 г. 128 стр.

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ШКАЛА				
Миллионы лет назад	Эра	Период	Эпоха	Климат и основные события
2,5	КАЙНОЗОЙСКАЯ	Четвертичный	Современная	Четыре оледенения; воздымание Сьерра-Невады
7		Третичный	Плейстоценовая	
26			Плиоценовая	Образование Панамского перешейка; похолодание; вымирание многих видов
38			Миоценовая	Дальнейшее воздымание Скалистых гор
53			Олигоценвая	Воздымание Альп и Гималаев
			Эоценовая	Смягчение климата до тропического
65	МЕЗОЗОЙСКАЯ	Меловой		Исчезновение большей части континентальных морей
135		Юрский		Воздымание Скалистых гор снижает количество осадков к востоку от них
195		Триасовый		Большая часть Европы покрыта морем. Раскол Пангеи
225	ПАЛЕОЗОЙСКАЯ	Пермский		Большие площади аридные и гористы
280		Каменно-угольный	Пенсильванская Миссисипская	Аппалачское воздымание; оледенение Южного полушария
345		Девонский		Низменности, покрытые мелкими морями и болотами; субтропический климат
395		Силурийский		Территория США в основном низменная и покрыта морем; Европа гористая
430		Ордовикский		Континенты плоские; начинается воздымание гор в Европе
500		Кембрийский		Смягчение климата; мелкие моря покрывают плоские континенты
600	ДОКЕМБРИЙСКАЯ	Докембрийский		Остывание планеты; образование мелких морей, многочисленные воздымания гор

Возраст Земли составляет примерно 4,5 млрд. лет

Эволюционные события



Нате сарайл; вымирание многих крупных млекопитающих; развитие многих пустынных форм

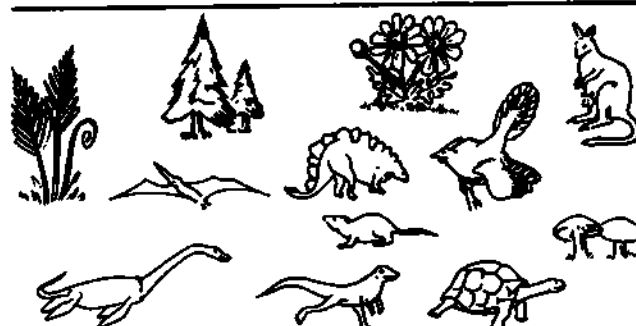
Крупные хищники; гоминиоиды

Отступление лесов; увеличение площади степей

Антропомиды; копытные; киты

Ранние миниатюрные лошади

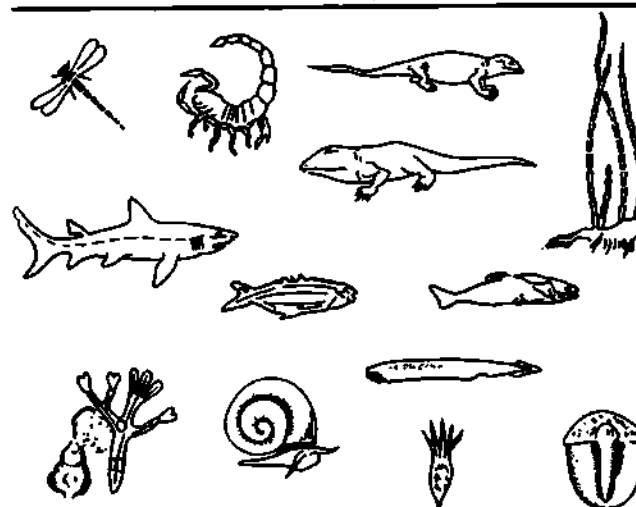
Первые приматы и хищные



Возникновение и распространение покрытосеменных; вымирание многих динозавров; сумчатые

Возникновение птиц; расцвет рептилий; саговниковые; папоротники

Первые динозавры и млекопитающие; леса из голосеменных и папоротников



Первые хвойные, саговниковые, гинкго

Возникновение рептилий; расцвет амфибий

Грибы, первые насекомые, хвощи, плауны

Расцвет рыб; появление современных сосудистых растений

Первые сосудистые растения; современные группы водорослей и грибов

Появление бесчелюстных. Растения заселяют сушу. Беспозвоночные и морские растения



Возникновение эукариот. Цианобиты и бактерии

Exploring Biology

Second Edition

Pamela S. Camp

Karen Arms

SAUNDERS COLLEGE PUBLISHING

Philadelphia New York Chicago

San Francisco Montreal Toronto

London Sydney Tokyo Mexico City

Rio de Janeiro Madrid

П. Кемп, К. Армс

Введение в биологию

Перевод с английского

Л. И. Александрова, М. Г. Дуниной,
Е. П. Крюковой, Т. Б. Сидоровой,
канд. биол. наук М. И. Таутс

под редакцией

чл.-корр. АН СССР Ю. И. Полянского



Москва «Мир» 1988

БК 28.0
К35
ДК 574/577

Кемп П., Арне К.

В5 Введение в биологию: Пер. с англ. – М.: Мир, 1988. – 671 с., ил.

ISBN 5-03-001286-9

В книге американских авторов в живой и доступной форме изложены основы общей биологии. Выпущенная в США уже несколькими изданиями, книга широко используется в качестве учебника для колледжей.

Для студентов биологов и медиков младших курсов, преподавателей биологии в школах, школьников старших классов.

К 2001000000-103 125-88, ч. I
041(01)-88

ББК 28.0

Редакция литературы по биологии

N 5-03-001286-9 (русск.)
N 0-03-063372-9 (англ)

© 1984 by CBS College Publishing
Copyright 1981 by CBS College Publishing
© перевод на русский язык. «Мир», 1988

Предисловие редактора русского перевода

Предлагаемая советскому читателю книга представляет собой вводный курс биологии, написанный двумя довольно известными популяризаторами биологической науки в США Памелой Кемп и Карен Армс. Но, прежде чем говорить о книге, полезно будет сделать несколько вводных замечаний, касающихся учебной биологической литературы США.

В шестидесятые годы в США наблюдалось значительное повышение интереса к преподаванию биологии (в особенности общих вопросов биологии). В работе по созданию программ и учебников приняла участие Национальная Академия США и специально созданный комитет по изучению программ биологического образования, а также видные ученые, в частности такой выдающийся генетик и эволюционист, как Ф. Добржанский. Одним из главных результатов этой деятельности явилось издание трех книг, представляющих собой руководства (учебники) по биологии для средней школы. Это несколько различающиеся по содержанию три «версии» – желтая, зеленая и синяя (названия по цвету переплета). Из них первая – с экологическим, вторая – с морфофизиологическим и третья с молекулярнобиологическим уклоном. Таким образом, каждая из трех книг давала законченный курс, но с разными уклонами. Поскольку перестройка преподавания биологии в средних школах США по времени совпала с аналогичной работой в советской средней школе, третья из этих книг (синяя) была переведена на русский язык и издана под заглавием «От молекул до человека» (М.: Просвещение, 1973). Это была хорошая книга, которой советские учителя-биологи пользовались очень широко.

Приведенные выше некоторые вводные замечания необходимы для того, чтобы понять, что же представляет собой книга П. Кемп и К. Армс и каково ее место в популярной биологической литературе. Это тоже элементарный учебник, по содержанию и по сложности изложения близкий к изданным в 60-х годах трем «версиям» учебника биологии. План изложения представляется нам более удачным, чем в учебниках 60-х годов. Он рассчитан на широкий круг читателей, не имеющих специальной биологической подготовки, но привыкших к серьезному чтению и обладающих некоторым запасом элементарных знаний в области химии, физики, математики. Книга может служить учебным пособием для курса общей биологии, тем более что в ней имеется богатый и разнообразно составленный методический аппарат (вопросы по изученному материалу, вопросы для обсуждения и т.п.), который

при соответствующем отборе может быть с успехом использован в средней школе при изучении предмета «Общая биология» в двух старших классах. Но книга П. Кемп и К. Армс может служить и для самостоятельного знакомства с основными биологическими проблемами современности. Она написана живо и интересно, подчас даже с юмором. Несмотря на простоту изложения, книга соответствует современному научному уровню; конечно, к моменту опубликования она неизбежно в некоторых частях устареет, но такова судьба любой переводной книги в области столь стремительно развивающейся науки, как биология.

Курс общей биологии можно построить по-разному. П. Кемп и К. Армс начинают изложение материала с основ эволюционного учения и экологии, в свете которых далее рассматриваются молекулярные основы жизни, биология клетки и другие проблемы. Нам подобный способ построения курса представляется правильным, ибо он позволяет в свете закономерностей эволюции освещать основные проблемы биологии. Идея эволюции, идея развития становится, таким образом, ведущей. В отношении методологической направленности книги авторы придерживаются основных положений современного дарвинизма, которые принято называть, «с легкой руки» Дж. Хаксли, «синтетической теорией эволюции».

Вся книга разделена на 5 частей, включающих 24 главы. В оригинальном издании каждая из глав снабжена списком рекомендуемой литературы. По согласованию с авторами, мы заменили рекомендованные популярные книги и статьи на более доступные читателям аналогичные работы на русском языке. Каждой главе предшествует в форме тезисов четко сформулированный план и перечисление вопросов, которые в ней излагаются. Все это способствует полноценному сознательному усвоению содержания книги особенно при самостоятельной ее проработке и побуждает читателя серьезно задуматься над вопросами, затронутыми в главе.

Появление книги П. Кемп и К. Армс отвечает потребностям времени. На современном этапе развития человечества биология приобретает все большее значение при решении актуальнейших задач современности в области сельского хозяйства, медицины, ветеринарии, охраны окружающей среды и т.п., а предлагаемая книга введет читателя в круг самых актуальных проблем науки о жизни и ее закономерностях. Думается, что в построении книги и характере используемого материала есть определенные спорные моменты. К их числу можно отнести чрезмерное внимание, уделенное человеку как биологическому объекту. Можно пожалеть об отсутствии главы о биосфере как экологической системе высшего порядка и роли человека в охране и преобразовании биосферы. Такая глава могла бы стать естественным завершением книги. Несмотря на это, книга П. Кемп и К. Армс представляется полезной и, надеюсь, с интересом будет встречена советским читателем.

Ю. И. Полянский

Предисловие

В первом издании этой книги мы отклонились от порядка изложения материала – от атомов к экологии, – принятого сейчас в большинстве учебников. Такой подход, ставший стандартным, разумен, систематичен и вполне пригоден для студентов, избравших своей специальностью биологию и в достаточной мере интересующихся этим предметом, чтобы их могло увлечь последовательное описание строения молекул, клеток, классов химических соединений, т.е. то, с чего обычно начинают изложение основ биологии. Однако многим студентам, специализирующимся по другим дисциплинам, этот материал может показаться скучным или слишком трудным, что настроит их против всего предмета почти сразу же после первой лекции. Мы решили, что книга, предназначенная для таких студентов, которым биологию читают в течение одного семестра или одной четверти, должна быть построена по другому принципу и начинаться с обсуждения проблем, хорошо знакомых студентам, для того чтобы они ощутили почву под ногами. В соответствии с этим мы начинаем нашу книгу с вопросов, близких к повседневному опыту учащихся – разнообразие, эволюция и экология, т.е. с тех разделов биологии, которые изучают целостные организмы, обитающие в окружающем нас мире.

Результаты оказались вполне удовлетворительными. Преподаватели, приступавшие к курсу, начинающемуся с экологии, с некоторым опасением, были приятно удивлены, обнаружив, что студенты занимаются с большим воодушевлением, чем обычно, лучше посещают лекции. Выяснилось также, что студенты *способны* понять теорию эволюции, не зная законов Менделя; это естественно, поскольку Дарвин и Уоллес сформулировали свою теорию за несколько лет до того, как Мендель опубликовал результаты своих опытов и за несколько десятилетий до того, как генетические законы стали известны большинству ученых и были приняты ими!

Во втором издании мы сохранили в основном план первого издания, помня, однако, местами гл. 2 и 3, с тем чтобы рассматривать сначала эволюцию, а затем разнообразие. Книга начинается с того, что знакомит читателя с биологической наукой и наукой вообще как одними из видов человеческой деятельности; далее следует рассказ о том, как ученые формулировали, а затем подвергали проверке теорию эволюции, и, наконец, излагается эволюционный подход к разнообразию живых организмов.

В остальном построение книги мало отличается от прежнего, за исключе-

нием гл. 15, получившей новое название «Синтез белка и генный контроль». Мы сочли, что изложение выиграет, если перенести в эту главу связанные с ней материалы из других глав. Теперь гл. 15 начинается с рассмотрения синтеза белка и его регуляции, за которым следует описание клеточной дифференцировки в процессе зародышевого развития (из гл. 20) и изменений, происходящих в раковых клетках (из гл. 14).

Объем второго издания возрос по сравнению с первым, но не за счет новых глав, а за счет расширения уже имеющихся, добавления примеров или более подробных пояснений, которые облегчают понимание материала. Конечно, изложение некоторых тем, таких, как рекомбинантная ДНК, злокачественный рост и происхождение антител, доведено до современного уровня, и на это понадобилось больше места, чем несколько лет назад. Сделаны также некоторые добавления в тех случаях, когда нам казалось целесообразным расширить исходные предпосылки для рассмотрения той или иной проблемы. Так, в начале гл. 2 («Эволюция») изложены концепции генетического материала и частоты генов в популяции, а гл. 5 («Экосистемы») начинается теперь с обсуждения вопросов, касающихся энергии и ее превращений, что создает основу для изучения пищевых сетей и трофических уровней.

К числу новых тем, включенных во второе издание, относятся параграф о вымирании и его причинах (гл. 6) и параграфы о генетическом дрейфе и прерывистой эволюции (гл. 2). Многие из этих дополнений потребовали также новых иллюстраций. Наконец, добавлены новые очерки – короткие отрывки для необязательного чтения, цель которых – расширить кругозор учащихся и их представление о значении данной темы. Среди этих новых очерков есть очерки, посвященные дрейфу континентов (гл. 4), радиации и мутациям (гл. 14), болезням человека (гл. 20).

Как и в первом издании, главы достаточно независимы друг от друга, так что их можно изучать почти в любой последовательности. Все разделы биологии необычайно взаимосвязаны: любой отдельный факт, явление или теорию учащемуся легче понять, если ему уже известно все остальное, но порядок изложения не столь уж важен и может определяться такими факторами, как вкусы данного преподавателя или же тем, что в какой-то день выпала подходящая погода для занятий экологией в полевых условиях. Краткость глав также способствует гибкости; содержание каждой из них можно изложить в одной или, самое большее, двух лекциях.

Как и в первом издании, в каждой главе есть особые разделы, призванные помочь учащимся. Перечень вопросов, с которых начинается каждая глава, концентрирует внимание студента на важных общих моментах рассматриваемой темы; они направляют его на изучение тех проблем, которые сейчас имеют прочную научную основу; и они побуждают его овладеть основным словарем, необходимым для изучения биологии. Нашими вопросами удобно пользоваться при составлении экзаменационных билетов; многие из них могут быть просто использованы на экзаменах.

Каждая глава завершается кратким изложением ее содержания, чтобы обобщить все важные темы и концепции и еще раз напомнить о целях данной главы. Во всех главах, кроме первой, есть перечень вопросов для самостоятельной проверки знаний, основанный на самых существенных моментах, затронутых в данной главе. Ответы на вопросы для самопроверки приведены в конце книги.

Темы для обсуждения, помещенные в конце каждой главы, помогают студенту использовать полученные знания при рассмотрении новых проблем или

побуждают его сформулировать свое мнение по вопросам, по которым существуют разногласия; наиболее целеустремленным студентам они дают дополнительную пищу для размышлений.

По просьбе ряда читателей к книге добавлено приложение, содержащее краткие характеристики отдельных групп организмов; имеется также предметный указатель, в котором даны ссылки на страницы, где приводится более или менее подробное описание того или иного термина.

Мы надеемся, что эта книга создаст представление о биологии как о живом и увлекательном предмете, каким он представляется нам самим. Если спустя много лет экономист или балерина, услышав о последних успехах в генетической инженерии или в изучении рака, обнаружат, что благодаря нашей книге они лучше поняли эти проблемы, то цель, которую мы поставили себе при ее создании, будет достигнута.

*П. С. К.
К. А.*

Итака, штат Нью-Йорк

Благодарности

Как всегда подготовку нового издания «Введения в биологию» мы начали с консультаций с коллегами, читающими курсы, для которых предназначена эта книга. Рецензенты указали нам на ряд ошибок и неясностей, а также предложили внести некоторые изменения в содержание и несколько более подробно остановиться на одних проблемах за счет других. И, что самое главное, они благодаря своему преподавательскому опыту указали нам на те вопросы, которые обычно вызывают затруднения у студентов, предложили подходы, облегчающие понимание отдельных тем, и дали ряд советов по многочисленным деталям, существенным для студентов, а следовательно и для преподавателей. Особую благодарность мы хотим выразить четырем лицам, подробнейшим образом прочитавшим и разобравшим книгу в первом издании: Alan P. Brockway, Virginia Fry, David C. L. Gosling, P. Kelly Williams.

Мы хотим поблагодарить также многих других преподавателей, давших общую оценку книге и советы относительно дополнительных тем, которые следует осветить, и тех вопросов, которым желательно было бы уделить больше внимания. Мы хотим поблагодарить: W. E. Brabson, Tom Campbell, Dorothy F. Chappell, James A. DeBoer, Donald J. Farish, W. Holt Harner, Esther Iglich, Deborah M. Langsam, S. M. Clodovia-Lockett, James P. Mack, Darby Nelson, Diane Cope Peabody, Bruce Petersen, David Rondell, Vernon J. Tipton.

Ввиду ограниченности объема книги мы не могли принять все предложения о дополнениях. Пришлось произвести частичный отсев материала, и надеемся, что рецензенты поймут и одобряют наш выбор.

Мы хотим также выразить свою признательность всем тем, кто рецензировал первое издание в его окончательном виде и сделал критические замечания: Del Bennett, George Bleekman, Ailene Feldherr, Richard F. Firenze, Douglas G. Fratianne, Michael S. Gaines, Mathilda L. Girardeau, Robert T. Hersh, David M. Hoppe, David W. Inouye, Henry A. Levin, Charles E. Martin, Richard C. Millien, J. Thomas Mullins, David C. Newton, Christina J. Myles, Jane Oram, David Rayle, Grace Rollason, Robert C. Romans, Donald Scales, Andrew T. Smith, Andrew J. Shope, Tom E. Wynn.

Мы продолжаем считать большой удачей, что нам посчастливилось иметь дело с издательством Saunders College Publishing. Дорога от сырой рукописи до переплетенной книги неизбежно бывает ухабистой, но наши компаньоны постоянно оставались приветливыми и доброжелательными, поэтому работать с ними неизменно доставляло удовольствие. Мы глубоко благодарны Michael Brown, Leesa Collins, Don Jackson, Sally Kusch, Rick Moore и Lee Walters за их помощь, поддержку и периодическую критику.

Глава 1

Введение

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Объяснить своими словами смысл следующих терминов: гипотеза, эксперимент, контрольный опыт.
2. Перечислить три этапа, из которых складывается научный метод, и применить их к исследованию выбранной в качестве примера научной проблемы.
3. Перечислить семь признаков, характеризующих живой организм, и объяснить, почему трудно дать определение жизни.

Исследование живого мира всегда было одной из важных сторон деятельности человека. Сначала от этого зависела его жизнь. Людям необходимо было знать, какие из населяющих Землю миллионов живых организмов – растений, животных, бактерий и грибов – можно использовать в пищу, для изготовления одежды, в качестве лекарственных средств или для устройства



Рис. 1.1. А. Работницы, высаживающие рассаду риса в Индии. Люди научились выращивать съедобные растения примерно 14 000 лет назад. Б. Более современная процедура: выращивание тканей, взятых от животных, в лабораторных

культурах. Такие методы дают возможность исследователям изучать функции нормальных и патологически измененных тканей. (А – USA Agency for International Development; Б – John, Marian McGrath)

жилья, а какие опасны или ядовиты. Лишь позднее человек смог позволить себе такую роскошь, как занятия наукой с познавательными целями. Люди стали изучать организмы более тщательно, собирали их, классифицировали и составляли списки животных и растений, населяющих разные места. В этот период изучение живых существ обычно называли естественной историей, не считая ее наукой. Однако естественная история послужила предшественницей биологии, представляющей собой настоящую науку. Главное отличие естественных наук, таких, как биология, химия или физика, от гуманитарных, таких, как искусствоведение или литературоведение, состоит в том, что в естественных науках для получения ответов на вопросы используется эксперимент.

Цель данной книги – познакомить читателей с некоторыми важными биологическими концепциями. В начале этой главы мы рассмотрим подход биологов к постановке вопросов, ответы на которые помогают им понять мир живой природы. Мы убедимся также, что наука – это просто один из способов смотреть на мир. Затем мы сформулируем характерные признаки живого, что, в сущности, представит собой беглый обзор всего содержания книги.

1.1. Наука и общество

Каждый, кто хочет стать полезным членом общества, в котором наука и ее плоды играют столь важную роль, должен по крайней мере в общих чертах ознакомиться с естественными науками. Многие решения, определяющие наше будущее, зависят от правильной интерпретации научных открытий. Жизнь требует, чтобы члены общества участвовали в решениях, принимаемых по таким проблемам, как допустимые уровни загрязнения, регуляция численности населения, защита диких животных и растений и обязательная иммунизация. Накопленные наукой знания столь обширны, что ни один человек не может охватить их. Однако как граждане, наделенные чувством ответственности, мы можем следить за развитием некоторых важных исследований, результаты которых имеют общественный резонанс, и с помощью научно обоснованных рассуждений вырабатывать собственные точки зрения.

В научных рассуждениях или экспериментах нет ничего таинственного. Это всего лишь попытки решать проблемы логическим путем, как это делают экономисты, инженеры, историки и каждый из нас в повседневной жизни. Не всегда нужна специальная научная подготовка или знания, чтобы решить, допускают ли представленные данные те заключения, которые из них выводятся. Мы можем потребовать дальнейшей проверки теории, если нам кажется, что эти данные недостаточно убедительны, и мы можем соглашаться или не соглашаться со сделанными на основе этой теории предсказаниями. Но чтобы правильно судить, нужно сначала понять, как ученые, используя сходные методы, приходят к тем или иным выводам относительно явлений природы.

1.2. Научный метод

Вы, возможно, никогда не задумывались над тем, как вы решаете задачи, подвергаете проверке теории или принимаете определенный план действий. Рассмотрим, каким образом биолог подходит к изучению стоящей перед ним проблемы, с тем чтобы представить себе связанный с этим ход рассуждений.

Научное исследование обычно начинают с наблюдений над тем, что проис-

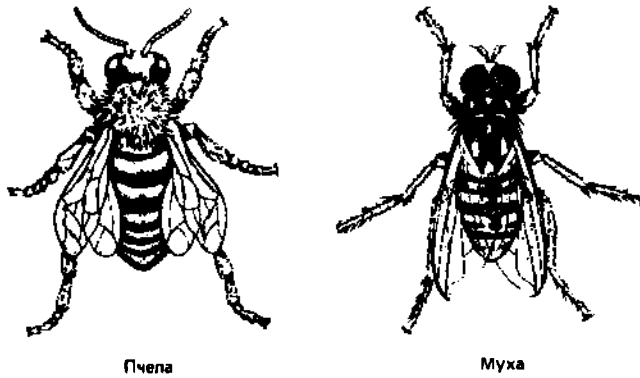


Рис. 1.2. Подражательная окраска мухи настолько хорошо имитирует окраску пчелы, что может иногда ввести в заблуждение. Однако между этими двумя насекомыми есть различия: у мухи большие глаза и короткие булабовидные

антенны, а у пчелы глаза меньше и антенны длиннее и тоньше. Кроме того, у пчелы две пары крыльев, а у мухи — одна, но это бывает трудно разглядеть.

ходит в природе, после чего исследователи пытаются обобщить сделанные наблюдения. Если, например, вы собираете насекомых, то вы, вероятно, заметили, что у многих из них имеются черные и желтые полосы. Когда вы их ловите, то, возможно, считаете, что все это пчелы или осы, и поэтому обращаетесь с ними осторожно. Однако при более внимательном обследовании можно обнаружить у некоторых из них признаки, свидетельствующие о том, что это мухи, а не пчелы (рис. 1.2).

Можно ли считать простым совпадением то, что эти мухи отличаются от своих близких родичей — комнатных мух — и похожи на неродственных им пчел? Современные биологи усомнятся в этом и выдвинут гипотезу, что окраска этих мух возникла в процессе эволюции, поскольку сходство с пчелами давало им какое-то преимущество (изучением эволюции мы займемся в гл. 2). В чем может заключаться это преимущество?

Для того чтобы ответить на такой вопрос, нужны какие-то идеи или *гипотезы*, которые позволят объяснить сделанные наблюдения. Так, можно предположить, что сходство с пчелами защищает мух от поедания хищниками или же что оно позволяет мухам, обманув пчел, проникнуть в улей и полакомиться медом.

Следующий шаг состоит в том, чтобы разработать и провести *эксперименты*, которые позволят проверить выдвинутые гипотезы. Некоторые гипотезы для науки бесполезны, потому что их нельзя проверить. Например, гипотеза о том, что «хищники принимают безобидных мух за опасных пчел», не поддается проверке, так как вы не можете узнать, о чем думает то или иное животное. Но даже если гипотезу можно проверить, это обычно не удается сделать непосредственно; надо прежде придумать какое-нибудь вытекающее из нее и поддающееся проверке предсказание.

Допустим, что вы на основе своей первой гипотезы (о том, что окраска мухи защищает ее от хищников) делаете следующее предсказание: если данный хищник был ужален пчелами и научился не трогать их, то он не станет нападать на муху, которая выглядит как пчела. Это предсказание можно проверить.



Рис. 1.3. Пчела и муха. Используя данные, приведенные в подписи к рис. 1.2, определите, на какой фотографии изображена муха, а на какой — пчела.

Для проведения соответствующего эксперимента нужен хищник, питающийся насекомыми. Таким хищником может быть, например, жаба, которая ловит насекомых, летающих или ползающих поблизости от нее. Если в садок с «неопытной» жабой, ранее не встречавшейся с пчелами, выпустить этих насекомых, то она поймает несколько штук, поймет, что они жалят, и откажется от дальнейшей охоты. Если затем, поместив в садок муху, имеющую полосатую, черную с желтым, окраску, мы убедимся, что жаба откажется от этой мухи, то, следовательно, наша гипотеза, согласно которой сходство мухи с пчелой спасает ее от хищников, подтверждается.

Но, быть может, пчелы здесь совсем ни при чем. Быть может, жабы просто не едят полосатых мух. Чтобы проверить это, придется использовать еще одну «неопытную» жабу. Если окажется, что жаба охотно пожирает мух в черную и желтую полоску, то значит, вы получили дополнительное подтверждение гипотезы о том, что преимущество полосатого наряда мухи объясняется его сходством с окраской пчелы.

Настоящий *научный эксперимент* должен непременно сопровождаться *контрольным экспериментом*, который отличался бы от основного эксперимента одним (и *только* одним) фактором. В рассматриваемом здесь случае необходимо, чтобы обе используемые жабы практически не отличались друг от друга, т.е. принадлежали к одному виду, были одного пола, одного возраста и имели одинаковые размеры. Их следует содержать в одинаковых садках, при одинаковых условиях освещения, температуры, влажности и т.п. Единственное различие между ними должно состоять в том, что одна жаба до того, как ей предложат муху, уже имела возможность столкнуться с пчелой, а другой жабе такой случай не представился. Без контрольного эксперимента может возникнуть мысль, что жаба отказывается от полосатых мух по какой-то иной, не учтенной нами причине, например потому, что она не голодна, вы же делаете ошибочное заключение, что дело здесь в сходстве с пчелами. (Фактически вы можете провести еще один контрольный эксперимент, предложив первой жабе безобидную комнатную муху после того, как она откажется от полосатой мухи; это позволит проверить, действительно ли жаба сыта.)

Итак, вы провели хорошо поставленный научный эксперимент. Какие выводы вы можете сделать? Вернемся снова к гипотезе: «сходство мухи с пчелами защищает ее от хищников». Удалось ли вам доказать это? Нет; вы всего лишь показали, что одна жаба отказалась от полосатой мухи после того, как

она научилась отказываться от пчел, тогда как другая жаба, никогда не имевшая дела с пчелами, поедала полосатых мух.

Исследователи не принимают результаты эксперимента до тех пор, пока не убедятся в их *воспроизводимости*. Возможность многократного воспроизведения результатов позволяет избежать ошибок двух типов. Во-первых, при проведении эксперимента можно допустить случайную ошибку: например, перепутать жаб, перепутать мух с пчелами, записать результаты не в ту графу в журнале, напугать жабу, уронив ее или произведя сильный шум (даже в таком простом эксперименте возможности ошибок безграничны). Во-вторых, на ваши результаты может повлиять *ошибка выборки*. Вы использовали очень небольшую выборку – только двух жаб – и эти жабы почти наверное в каких-то отношениях не могут служить адекватными представителями популяции в целом. Достоверность результатов можно повысить, если многократно повторить эксперимент, используя большое число жаб и в точности воспроизводя те же условия. Сколько следует использовать жаб? Чем больше, тем лучше, но было бы непрактично (и утомительно) проводить эксперимент на всех жабах земного шара. На самом деле существуют статистические методы, позволяющие определить, насколько «надежны» результаты при данной величине выборки. Если некоторые жабы ведут себя не так, как вы ожидали, то можно, опять-таки с помощью статистических методов, установить, не отклоняются ли полученные результаты от ваших предсказаний настолько, что следует отказаться от принятой гипотезы.

Прodelав все это, очень обидно осознать, что абсолютную верность гипотезы доказать невозможно, гипотезу можно лишь опровергнуть. В чем тут дело? Как показано на рис. 1.4, верная гипотеза порождает предсказания, которые окажутся правильными, но правильными могут оказаться и предсказания, сделанные на основе неверной гипотезы (рис. 1.5). Следовательно, справедливость предсказаний еще не доказывает истинность гипотезы, из которой эти предсказания вытекают. Так, возвращаясь к рассмотренному выше случаю, вы никогда не сможете «доказать», что черные и желтые полосы спа-

Рис. 1.4. Почему мы никогда не можем доказать, что гипотеза верна: верная гипотеза должна привести к правильному предсказанию, однако неверная гипотеза также может привести к правильному предсказанию.

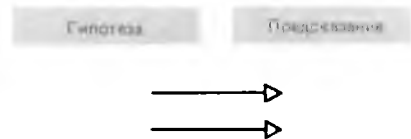


Рис. 1.5. Как на основе неверной гипотезы можно сделать верное предсказание. Некогда ученые считали, что дети вырастают из маленьких человечков («гомункулусов»), находящихся в сперматозоиде. Из этой гипотезы следует, что женщина, для того чтобы родить ребенка, должна получить сперму от мужчины. Подобное предсказание, было, конечно, правильным, но вовсе не потому, что верна была исходная гипотеза.

сают мух от хищников. Однако вы можете *опровергнуть* по крайней мере некоторые из тех гипотез, которые вы считаете альтернативными объяснениями сходства окраски мух с окраской пчел, показав, что вытекающие из них предсказания неправильны. Вы можете также подвергнуть проверке предсказание о том, что окраска мух отпугивает «знакомых с пчелами» хищников; для этого следует сделать дополнительные эксперименты, используя вместо жаб лягушек, птиц, ящериц и других хищников, питающихся насекомыми. Чем больше альтернативных гипотез вам удастся опровергнуть и чем большее число разных хищников откажется от полосатых мух после близкого знакомства с пчелами, тем убедительнее вы докажете правильность своей гипотезы.

Гипотеза, подтвержденная многочисленными и разнообразными данными, полученными в результате воспроизводимых экспериментов, обычно считается теорией и в конце концов рассматривается как научно установленный «факт».

1.3. Факт ли это?

«Это факт, установленный наукой» – подобное заявление нередко приводят в качестве решающего довода в том или ином споре. Большинство ученых, однако, возразят, что любой научный результат можно подвергнуть сомнению. Как мы только что убедились, сомнения и колебания присущи самому научному методу, а поэтому никогда нельзя быть на 100% уверенным в «верности» данного научного открытия.

«Фактами» принято считать предметы или события, которые повторяются закономерно или о которых у нас имеются бесспорные данные. Такие утверждения, как «солнце восходит каждое утро» или «у пауков восемь ног», на первый взгляд кажутся фактами, однако на самом деле это предсказания того, что произойдет в будущем, основанные на том, что имело место в прошлом. Утверждение «это – стол» тоже может показаться фактом, но на самом деле оно всего лишь вытекает из некоего соглашения или договоренности называть такого рода объект столом.

Кроме того, при оценке того или иного «факта» мы полагаемся на свои органы чувств, и именно поэтому факты не столь несомненны, как нам это кажется. Допустим, что несколько человек смотрят на два снимка: на одном сфотографирован стол, а на другом – какой-то предмет, плывущий по озеру. Если первый снимок достаточно четкий, то все, вероятно, признают, что на нем виден стол. Однако, посмотрев на другую фотографию, кто-нибудь скажет: «Это чудовище озера Лох-Несс», хотя все остальные вправе с ним не согласиться. Наши чувства могут быть введены в заблуждение; у каждого из нас бывали случаи, когда мы буквально не могли верить собственным глазам, ушам или носу (рис. 1.6). А когда между нашими органами чувств и предметом оказывается фотоаппарат, микроскоп, осциллограф или какая-либо другая техника, как это часто случается при научном исследовании, то правильность интерпретации того, что мы видим, слышим или ощущаем, становится еще более сомнительной. Таким образом, «факт» – это на самом деле некоторая частица информации, которую мы для наших конкретных целей решили называть фактом, может быть, потому, что мы убеждены в ее правильности, поскольку она полезна в каком-то отношении, или же потому, что ее, по всей вероятности, удастся многократно повторить в неизменном виде.

Хотя научные открытия заслуживают гораздо меньшего доверия, чем это принято считать, большинство ученых действительно полагают, что их ме-

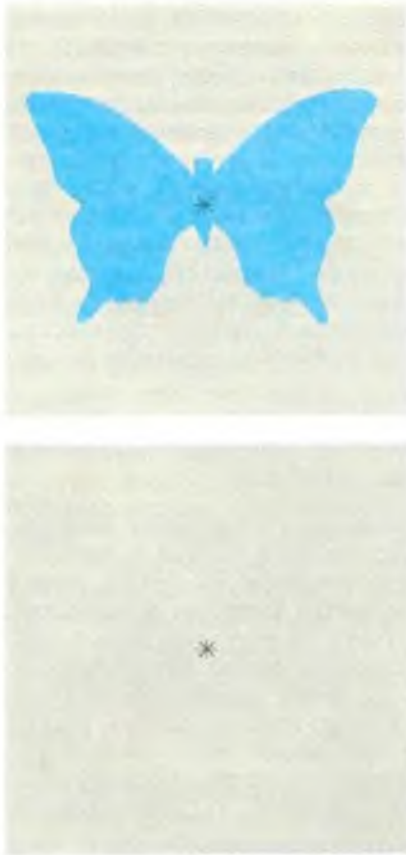


Рис. 1.6. Наше восприятие меняется в зависимости от обстоятельств. Если в течение минуты пристально смотреть на звездочку, изображенную в центре голубой бабочки, а затем прикрыть бабочку и перевести взгляд на звездочку, расположенную на сером поле, то можно увидеть золотистую бабочку, которой на самом деле нет!



Рис. 1.7. Когда факт не является фактом? В XIX в. врачей учили, что мужчины и женщины дышат по-разному: у мужчин грудная клетка расширяется преимущественно за счет движения диафрагмы (мышечная перегородка, разделяющая брюшную и грудную полости), а у женщин за счет движения межреберных мышц. В конце концов одна женщина-врач обнаружила, что женщины дышали таким образом лишь потому, что в соответствии с тогдашней модой их платья были чересчур узкими; по этой причине диафрагма не могла опускаться достаточно низко и воздух не мог поступать в легкие. Некоторые модницы, подобные изображенной здесь даме, одетой по моде 1870-х гг., решались даже на хирургическую операцию по удалению нижних ребер, с тем чтобы можно было туже затягивать талию.

тоды позволяют обнаруживать полезные сведения о предметах и событиях и что тщательное исследование повышает вероятность близкого соответствия между научными обобщениями о природе и реальностью. Общественная поддержка науки основывается на убеждении, что более глубокое понимание явлений природы расширяет возможности для повышения благополучия человека.

Большую поддержку общество оказывает «прикладным наукам», занимающимся такими неотложными проблемами, как злокачественный рост, различные источники энергии или производство пищевых продуктов. Однако все еще сохраняется необходимость в проведении тщательных исследований в области так называемой «чистой» науки, с тем чтобы вскрывать законы, лежащие в основе наблюдаемого поведения предметов или организмов. Хотя такие исследования не могут немедленно облагодетельствовать человечество, они расширяют наши знания о Вселенной и почти неизбежно рано или поздно найдут практическое применение.

1.4. Ограниченность возможностей науки

Наука – это лишь один из путей познания окружающего нас мира. Историки, изучая прошлое, пытаются понять, что происходило, а иногда и предсказать, что произойдет. Биологи пытаются познать истинную сущность живой природы, а философы – вскрыть общие законы развития природы и общества.

Ученые нередко говорят, что наука не может быть ни хорошей, ни плохой; моральные аспекты может иметь только использование науки независимо от того, кто ее использует, ученые или общество. С точки зрения пуриста это справедливо. Обнаружение того факта, что атомное ядро способно расщепляться, было просто научным открытием, не связанным ни с какими моральными проблемами. Лишь решение использовать это открытие для создания атомной бомбы выдвинуло нравственную дилемму о допустимости создания подобного оружия.

Несмотря на то что ученые обычно уклоняются от обсуждения моральных аспектов своих исследований, в настоящее время все большее и большее число ученых начинают осознавать, что им следует вмешиваться в принимаемые обществом решения по поводу тех или иных открытий науки хотя бы для того, чтобы убедиться, что люди, ответственные за такие решения, основывают их на веских соображениях. Некоторые ученые даже заявляют, что к исследованиям определенного рода не следует приступать до тех пор, пока общество не выработает нравственной позиции в отношении их последствий. Например, в 70-х годах в США были запрещены исследования по развитию детей вне чрева матери, поскольку было неясно, может ли ученый нести юридическую ответственность за созданную таким образом человеческую жизнь. В настоящее время отдельные ученые осознают, что они должны нести большую моральную ответственность за последствия своей научной работы и что общество вправе требовать от них такую ответственность. Как бы это ни было разумно, опыт показывает, что подобная позиция, доведенная до крайности, может погубить науку. У кого достанет смелости заниматься наукой с перспективой оказаться привлеченным к ответственности, юридической и материальной, за все возможные последствия, предвидеть которые невозможно? В средние века в западном мире на протяжении примерно 500 лет было сделано ничтожное количество научных открытий, потому что исследования в ряде направлений и некоторые научные данные противоречили религиозным уче-

ниям; вряд ли кто-нибудь из нас захочет возврата таких времен.

Решить эту дилемму непросто. Мирное сосуществование науки и общества зависит от граждан, которые понимают, что такое наука, что ей дозволено, а чего ей делать не следует, и которые не смешивают долг ученого с нравственными, экономическими или политическими соображениями.

1.5. Что такое жизнь?

Эта книга представляет собой введение в биологию, науку о живой природе. Однако дать точное определение жизни чрезвычайно трудно. Живые организмы обладают рядом признаков, отсутствующих у большинства неживых систем, но среди этих признаков нет ни одного такого, который был бы присущ только живому. Единственный способ описать жизнь – это перечислить основные свойства живых организмов.

1. *Живые организмы характеризуются высокоупорядоченным строением.* Химические вещества, из которых построены живые организмы, гораздо сложнее и достигают более высокого уровня организации, чем те вещества, из которых состоит большинство неживых систем. Химическая организация отражается в упорядоченности структуры и функций любого организма.

2. *Живые организмы получают энергию из окружающей среды и используют ее на поддержание и усиление своей высокой упорядоченности.* Большая часть организмов прямо или косвенно использует солнечную энергию. Зеленые растения используют эту энергию для синтеза питательных веществ, потребляемых как самими растениями, так и буквально всеми другими организмами, живущими на Земле. Все организмы используют энергию, содержащуюся в их пище, для поддержания своего существования, роста и размножения.

3. *Живые организмы активно реагируют на окружающую их среду.* Если толкнуть камень, то он пассивно сдвинется с места. Если же толкнуть животное, то оно обычно реагирует активно: убегает, приближается или свертывается в клубок. Реакции растений более медленные, но не менее активные: их стебель и листья поворачиваются к свету, а корни растут вниз. Способность реагировать на внешние раздражения – универсальное свойство всех живых существ.

4. *Живые организмы развиваются.* Все изменяется с течением времени, но особенно сложным упорядоченным образом изменяются живые организмы;



Рис. 1.8. Живые существа характеризуются высокоупорядоченным строением, как, например, это соцветие георгина.



Рис. 1.9. Живые существа активно реагируют на окружающую их среду. Особенно важное значение имеют те реакции, которые дают орга-

низму возможность получить больше энергии. На этой фотографии вы видите чаек, которых турист кормит хлебом с сыром. (William Camp)

такое их изменение мы называем развитием. Рост кристалла осуществляется путем добавления подобных себе или сходных единиц, у растения же или животного развиваются новые ветви или новые органы, отличающиеся по структуре и химическому составу от породивших их структур или химических веществ.

5. *Все живое размножается.* Новые организмы – бактерии, животные, растения и грибы – возникают только в результате размножения других таких же организмов.



Рис. 1.10. Живые существа развиваются. У опосумов детеныши рождаются на свет, не вполне закончив развитие, и завершают его в сумке матери, прикрепившись к ее соскам. (Carolina Biological Supply Company)



Рис. 1.11. Живые существа размножаются. Эти цветки представляют собой органы размножения волчьей стопы (*Sanguinaria canadensis*).



Рис. 1.12. Живые существа адаптированы к среде своего обитания. Пингвины питаются рыбой, которую они ловят в воде. Крылья, превращенные в плавники (ласты), помогают им двигаться в воде, а подкожный жировой слой придает телу обтекаемую форму и предохраняет от сильного охлаждения. Перьевой покров усиливает обтекаемость и создает дополнительный защитный слой. (U.S. Navy)

6. *Информация, необходимая каждому организму для того, чтобы жить, развиваться и размножаться, расщепляется в нем и передается от каждого индивидуума его потомкам.* Эта информация содержится в *генетическом материале* (хромосомах и генах) организма. Генетический материал детерминирует возможные пределы развития организма, его структур, функций и реакций на окружающую среду. Этот материал передается потомкам данного организма, вот почему потомки похожи на своих родителей. Однако генетическая информация все же несколько варьирует, так что родители и потомки обычно бывают сходны, но не идентичны.

7 *Живые организмы адаптированы к своей среде.* Живые организмы (и отдельные их органы) хорошо соответствуют своему образу жизни. Достаточно ознакомиться со строением рыбы, дождевого червя или лягушки, чтобы представить себе в общих чертах, как они живут. Особенности строения, функций и поведения данного организма, соответствующие его образу жизни, называют *адаптациями*.

Краткое содержание главы

Научный метод – это совокупность разумных и логических способов познания природы. Сначала ученые проводят наблюдения. Затем они формулируют гипотезы, которые могли бы объяснить сделанные наблюдения, и проверяют эти гипотезы при помощи экспериментов; эксперименты опровергают одну или несколько гипотез, усиливая тем самым аргументы в пользу оставшихся.

Научные открытия и теории полезны, но они всегда могут быть подвергнуты сомнению: «неопровержимых доказательств» в науке не существует. В истории науки известно много случаев, когда общепризнанные догмы оказывались неверными, и даже в данный момент ученые заняты опровержением и переделкой некоторых взлелеянных «истин», излагаемых в этой книге. Один научный редактор недавно заметил, что многие читатели его журнала очевидно считают, что все, чему их учили в университетах, – непреложная истина. Быть может, самое ценное, что вы можете извлечь из курса биологии, – это здоровый скептицизм по отношению к научным открытиям, как старым, так и новым.

Ввиду столь многочисленных сомнений, связанных с научными исследованиями, осмотрительный человек или общество не станут слишком увлекаться новыми открытиями науки, пока не будет достаточно хорошо установлено, что данная теория сможет выдержать проверку временем. Однако вместе с тем ошибки науки могут сыграть весьма положительную роль. Некоторые из самых важных открытий были сделаны упрямыми учеными, решившими во что бы то ни стало доказать ошибочность теории, противоречащей их взглядам, или же подтвердить правильность какой-либо интуитивной догадки.

Биология – наука, изучающая живые организмы. Дать определение жизни трудно, но живые организмы обладают рядом особенностей, которые в совокупности позволяют отделить их от неживого мира. Живые организмы получают энергию из окружающей среды и используют ее для поддержания своей чрезвычайно высокой упорядоченности; они активно реагируют на раздражения, содержат всю информацию, необходимую им для развития, выживания и размножения, и адаптированы к той среде, в которой обитают.

Вопросы для обсуждения

1. Как можно проверить правильность гипотезы о том, что черные и желтые полосы позволяют мухе проникать в пчелиный улей и похищать мед?
2. Многие мухи похожи на пчел и жужжат как пчелы. Какие можно выдвинуть гипотезы для объяснения этого? Как их можно проверить?
3. После очень сильного дождя дорожки бывают усеяны мертвыми дождевыми червями. Какие можно провести эксперименты, чтобы выявить причину их гибели?
4. Каждую из черт, характерную для живого организма, можно найти у какого-нибудь неживого объекта. Можете ли вы привести соответствующие примеры?
5. Какова, по вашему мнению, степень ответственности ученых за социальные и моральные последствия их открытий?

Часть первая

Эволюция и экология

Глава 2

Эволюция

43

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Сформулировать своими словами два определения эволюции.
2. Сформулировать, что означает выражение «эволюционный успех» применительно к индивидууму и что имеется в виду, когда говорят, что в природе происходит отбор на сохранение определенной адаптации.
3. Рассказать о четырех наблюдениях, приведших к заключению о том, что эволюция происходит под действием естественного отбора.
4. Кратко описать, каким образом та или иная адаптация сохраняется отбором; какую роль играют в этом гены, генетическая изменчивость, частота генов, естественный отбор и популяция.
5. Объяснить, почему теория эволюции Дарвина – Уоллеса оказалась более убедительной, чем теории, выдвигавшиеся их предшественниками.
6. Объяснить, как эксперименты Кеттлуэлла на березовой пяденице показали, что соотношение темных и светлых особей в популяциях этой бабочки создается под действием естественного отбора.
7. Объяснить, почему в результате отбора не образуется популяция идентичных, безупречно адаптированных организмов.
8. Сформулировать, что такое генетический дрейф, привести пример ситуации, в которой он играет важную роль, и объяснить, почему его роль особенно велика в небольших популяциях.
9. Описать два способа возникновения новых видов.

Мы начнем изучение мира живого с самой важной концепции в биологии – концепции эволюции. Эта концепция имеет огромное значение, потому что с ее помощью можно объяснить очень многое. На первый взгляд трудно найти объяснение причудливому и многообразному миру живой природы. Но если рассматривать ее в эволюционном контексте, то оказывается, что удивительное богатство и разнообразие жизни подчинено определенным моделям поразительной красоты и простоты.

Согласно теории эволюции, современные организмы возникли от более древних форм жизни, унаследовав от них ряд признаков и претерпев различные модификации. Биологи считают, например, что ныне живущие птицы произошли от вымерших форм, у которых крылья были снабжены когтями, а рот был полон зубов (рис. 2.1), и что переход от этих древних птиц к современным произошел в результате накопления изменений на протяжении многих тысяч поколений. Кроме того, разные виды птиц – и всех других организмов, – окружающие нас в настоящее время, продолжают изменяться, но так медленно и постепенно, что изменения эти по большей части остаются незамеченными.

Сейчас нам трудно представить, насколько революционной оказалась эта теория в то время, когда она была впервые выдвинута. Идея эволюции представлялась совершенно нелепой, потому что наша склонность считать типы живых существ неизменяющимися так же стара, как и наш язык. Древнегреческий философ Платон считал, например, что существуют лишь идеи – извечные неизменяющиеся прототипы Лошади, Собаки и даже неодушевленных предметов, таких, как столы, а реальные лошади, собаки и столы – это лишь несовершенные отражения идей. Суть теории эволюции заключается в отрицании такого образа мышления применительно к живым организмам. Согласно теории эволюции, популяции организмов развиваются и изменяются по мере смены поколений и по крайней мере некоторые популяции содержат сырье, из которого в процессе эволюции могут возникать новые и отличающиеся от них виды. Отсюда следует, что ныне живущие лошади – это не отклонения от какой-то одной «идеальной» лошади, а просто группа организмов, демонстрирующих некоторые вариации, возникшие на основе генетического материала лошадей (см. разд. 2.1). Иными словами, никакой «нормальной» лошади, человека или дуба не существует; все они – вариации на одну тему. Принять такую идею было нелегко.

В этой главе мы рассмотрим, каким образом в результате исследований ряда ученых возникла современная концепция эволюции. Мы рассмотрим также механизмы эволюции и некоторые данные, позволяющие судить о том, как эти механизмы действуют. Наконец, мы обсудим способы возникновения новых видов. Но прежде всего нам необходимо объяснить несколько подробнее, что такое эволюция.



Рис. 2.1. Археоптерикс - самая древняя среди известных нам птиц. Рисунок сделан на основе ископаемых остатков скелетов и отпечатков перьев. Археоптерикс был величиной с ворону. Обратите внимание на массивный хвост, на зубы и на когти, которыми оканчиваются отходящие от крыльев пальцы. У современных птиц эти признаки отсутствуют (лишь у птенцов одного вида некоторые пальцы крыла несут когти).

2.1. Генетические основы эволюции

Большая часть различий между древними и современными птицами, лошадьми или дубами определяется различиями в их генетическом материале. В разд. 1.5 говорилось о том, что генетический материал данного организма представляет собой его информационный запас: он содержит «рабочие чертежи», определяющие развитие организма, его строение, химические функции и размножение. При размножении копии этого генетического материала передаются следующему поколению.

Единицами генетического материала являются *гены*. Гены определяют признаки данного организма: цвет глаз, группу крови, развитие зубов и т.н. У каждого организма имеется от нескольких сотен до нескольких тысяч разных генов.

Совершенно очевидно, что разные виды организмов содержат разный генетический материал, но даже представители одного и того же вида содержат различные гены. Например, люди могут различаться по генам, определяющим цвет глаз – голубой или карий. Как возникают эти различия? Во-первых, большинство организмов содержит по две копии каждого гена (например, два гена, детерминирующих цвет глаз) и эти копии могут быть совершенно одинаковыми или несколько отличаться друг от друга. Во-вторых, некоторые индивиды несут *мутации* – наследуемые изменения генетического материала. Мутации возникают в результате ошибок при копировании генетического материала или в результате изменений, вызываемых воздействием химических веществ или излучения (см. разд. 14.5). Мутации чрезвычайно разнообразны: от незначительных малозаметных изменений одного гена до удвоения всего генетического материала. Они случайны и достаточно редки; лишь у нескольких особей на 100 000 может встретиться новая мутация какого-либо гена, причем большинство мутаций неблагоприятны для своих носителей. Тем не менее мутационный процесс имеет чрезвычайно важное значение для эволюции, потому что он служит первичным источником новой генетической изменчивости. Изменчивость возникает также в результате смешивания генов при половом размножении: каждый потомок получает половину генов от одного из родителей и половину – от другого, и имеющееся у него сочетание генов отличается от их сочетаний у каждого из родителей (рис. 2.2).

Общая сумма всех генов, имеющихся у всех членов данной популяции, составляет ее *генофонд*. Подсчитав, сколько раз тот или иной ген встречается в генофонде данной популяции, мы определим *частоту* этого гена в популяции. Повторив такой подсчет в следующем поколении, можно установить, изменилась частота гена или нет. Если, например, в данной популяции человека в одном поколении ген голубых глаз имеется у половины ее членов, а в следующем поколении – только у четвертой их части, то частота этого гена изменяется; такое генетическое изменение и есть эволюция.

Таким образом, мы располагаем еще одним определением эволюции: эволюция – это изменение частоты одного или нескольких генов в данной популяции от одного поколения к другому. Обратите внимание на то, что эволюционирующая единица – единица, изменяющаяся во времени, – это популяция, а не отдельные ее члены. Индивидум не может эволюционировать. Гены данного индивидума определены с самого его вступления в жизнь (если исключить мутации); его вклад в эволюцию состоит в том, чтобы передать гены своим потомкам, т.е. следующему поколению.

Накопление изменений частоты некоторых генов в генофонде на протяже-

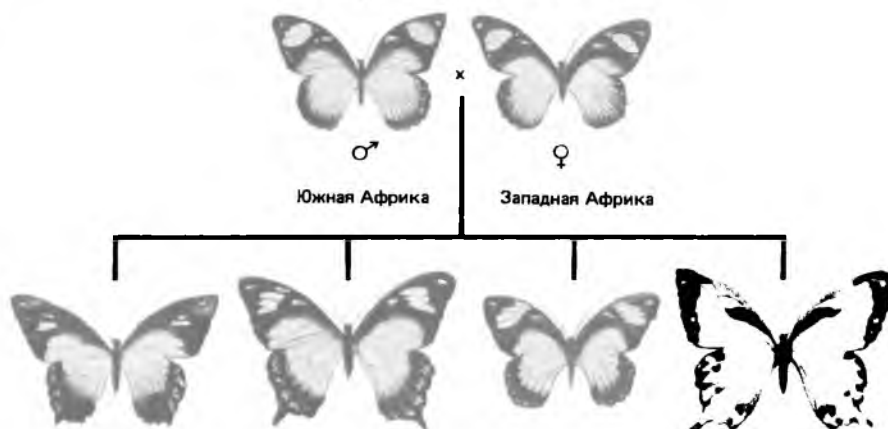


Рис. 2.2. Изменчивость. Четыре сильно различающиеся бабочки нижнего ряда – потомки двух родительских особей, изображенных в верхнем ряду.

нии многих поколений может привести со временем к резким изменениям в популяции. Это подводит нас к более привычному определению эволюции: эволюция – это происхождение организмов от предшествующих форм в результате наследования признаков этих форм и их изменения.

2.2. История эволюционной теории

На протяжении тысячелетий господствовало представление, что виды организмов были созданы в их нынешних формах, после чего уже никогда не изменялись. Так это описано в Библии (Книга Бытия), и таких же взглядов придерживался древнегреческий философ и натуралист Аристотель.

Однако начиная примерно с 1750 г. стали постепенно накапливаться сведения об изменении видов с течением времени и многие люди все больше убеждались в том, что организмы претерпевают эволюцию. Во Франции, Англии и Германии ученые находили ископаемые остатки странных животных и растений, непохожих на тех, которые обитали на Земле в то время (рис. 2.3). Эти

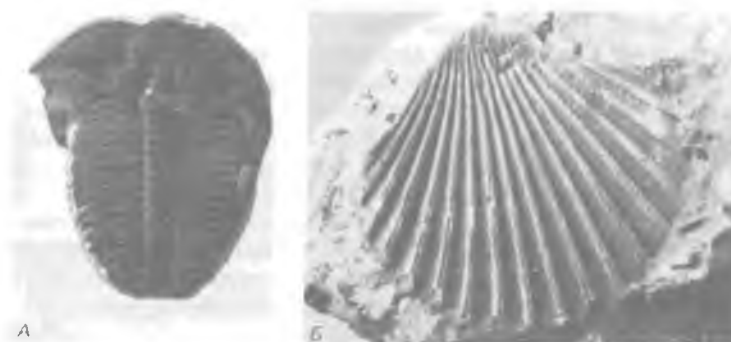


Рис. 2.3. Ископаемые остатки – это любые остатки, следы или отпечатки организмов, сохранившиеся тем или иным способом в горных породах. А. Трилобит – представитель группы

животных, вымерших более 200 млн. лет назад. Б. Один из родичей современных гребешков оставил этот отпечаток своей раковины в але, который затем окаменел. (William Camp)

находки поражали воображение людей, не имеющих отношения к науке, и газеты стали печатать статьи и письма читателей, в которых обсуждалось технологическое и научное значение ископаемых остатков. Некоторые лица высказывали предположения, что ископаемые—это не остатки вымерших организмов, а некие предметы, которые господь поместил в горные породы просто для того, чтобы людям было интереснее жить на свете. Однако ряд французских и английских ученых, в их числе один из друзей Чарлза Дарвина, геолог Чарлз Лайель (Charles Lyell), пришли к убеждению, что в разное время Землю населяли различные организмы.

Ламаркизм

В 1809 г., за полвека до того, как Чарлз Дарвин (Charles Darwin) и Альфред Рассел Уоллес (Alfred Russel Wallace) обнародовали свою теорию эволюции, французский биолог Жан Батист де Ламарк (Jean Baptiste de Lamarck) выдвинул собственную теорию: организмы на протяжении своей жизни могут приобретать признаки, повышающие их приспособленность к той среде, в которой они обитают; эти признаки они могут передавать своим потомкам. Наибольшую известность из приводившихся им примеров получил пример с шеей жирафы: так как жирафам постоянно приходилось вытягивать шею, чтобы дотянуться до листьев, растущих у них над головой, рассуждал Ламарк, их шеи вытягивались и они передавали такую удлинненную шею своим потомкам (рис. 2.5).

Подобная идея, хотя она и кажется довольно странной тому, кто знаком с основами современной генетики, вполне соответствовала господствовавшим в конце XIX в. теориям, согласно которым различные части тела представлены в яйцеклетках и сперматозоидах маленькими частицами, переносимыми кровью в репродуктивные органы. Теперь мы знаем, что яйцеклетки и сперматозоиды содержат собственные гены, а не гены из клеток других частей тела. (Это не означает, что никакое воздействие на организм не может повлиять на генетическое наследие, которое получают его потомки. Радиоактивное излуче-



Рис. 2.4. Жан Батист де Ламарк. (Smithsonian Institute)

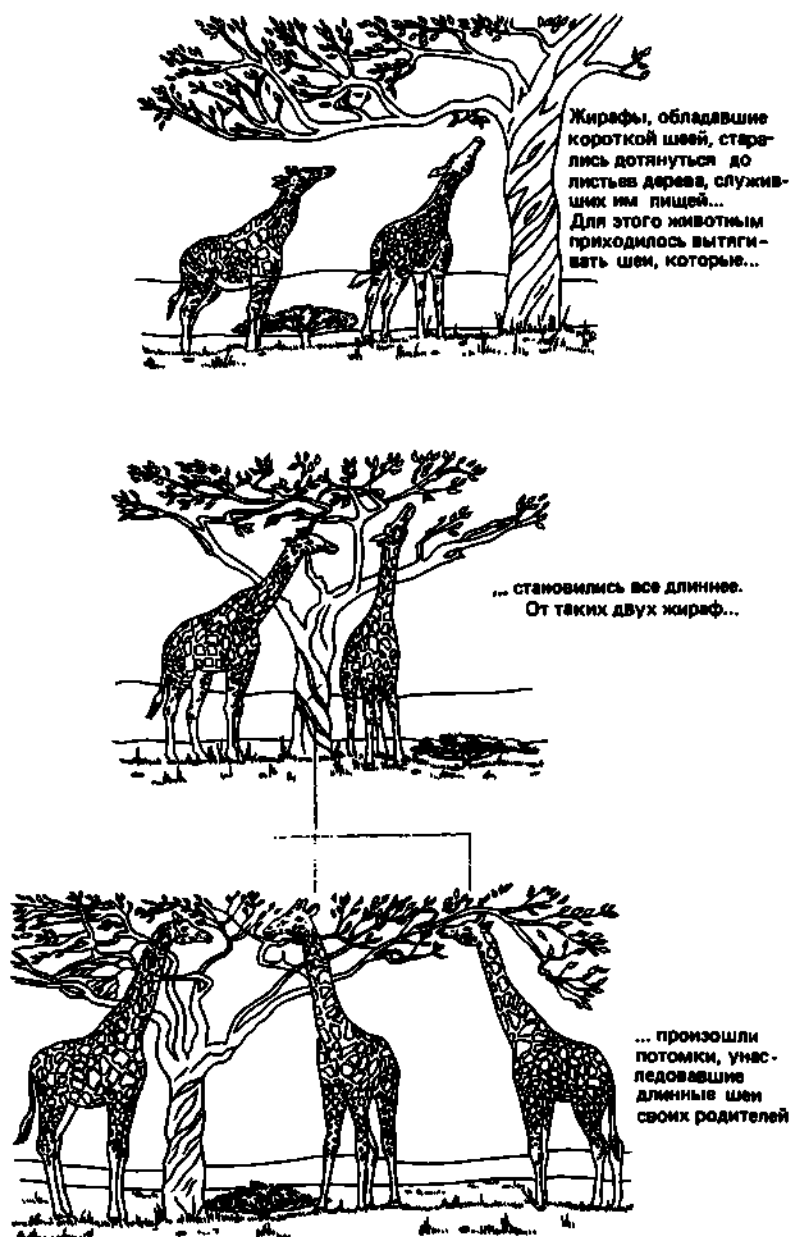


Рис. 2.5. Эволюция длинной шеи у жирафы с ламаркистской точки зрения. Ламарк считал, что жирафы вытягивали шею, стараясь дотянуться до верхних веток деревьев, а затем пере-

дали этот признак своим потомкам. Крестик на стволе дерева (средний рисунок) обозначает скрещивание между двумя особями.

ние и некоторые химические вещества могут изменить гены, находящиеся в яйцеклетках и сперматозоидах, и возникшие таким образом новые гены будут переданы потомству.)

Эволюция путем естественного отбора

Теория эволюции путем естественного отбора была выдвинута Чарлзом Дарвином и Альфредом Расселом Уоллесом в их совместном докладе на заседании лондонского Линнеевского общества в 1858 г. Как уже было сказано, Дарвин и Уоллес не были первыми, высказавшими мысль об эволюции. Их имена связаны с идеей эволюции потому, что они предложили теорию естественного отбора как механизма, с помощью которого происходит эволюция. Нам всегда легче поверить в существование какого-либо процесса, если нам объясняют, как он происходит, чем если его просто постулируют.

Теория эволюции путем естественного отбора основана на трех наблюдениях. Во-первых, сравнивая одну кошку с другой или одного человека с другим, можно убедиться, что представители одного и того же вида различаются между собой; иначе говоря, среди индивидуумов, относящихся к одному виду, наблюдается изменчивость. Во-вторых, некоторые (хотя и не все) различия между индивидуумами унаследованы ими от родительских особей. (Есть и другие различия, которые не унаследованы, а вызваны различиями в условиях среды. Например, два растения, имеющие идентичные гены, могут достичь разных размеров, если одно из них растет на неплодородной почве.) В-третьих, рождается больше число организмов, чем доживает до половозрелости и размножения; многие организмы гибнут на стадии зародышей или семян, молодых деревьев, птенцов или личинок.

Из этих трех наблюдений логически вытекает, что некоторые генетические признаки данного организма дают ему больше шансов выжить, достигнуть зрелости и оставить потомков, по сравнению с организмами, обладающими иными признаками.

Врожденные признаки, повышающие вероятность выживания и размножения организма, будут встречаться в следующем поколении чаще, а признаки, понижающие вероятность его размножения, будут встречаться реже. Различные гены или их сочетания будут сохраняться или отмирать естественным отбором из поколения в поколение в зависимости от того, какое влияние они оказывают на репродуктивный потенциал. Для того чтобы естественный отбор мог вызвать изменение популяции от одного поколения к другому (т. е. вызвать эволюцию), не обязательно, чтобы все гены оказывали влияние на выживание и размножение; тот же результат будет достигнут, если всего лишь некоторые гены будут повышать вероятность достижения индивидуумом половой зрелости и размножения.

Подводя итоги, можно сказать следующее:

1. В любой популяции в каждом поколении наблюдается изменчивость составляющих ее особей.
2. Некоторые из этих изменений имеют генетическую основу.
3. Рождается больше особей, чем доживает до половой зрелости и размножения.
4. Особи, обладающие некоторыми генами, имеют больше шансов выжить и оставить потомков, чем особи, обладающие иными генами.

Заключение: из сказанного выше следует, что те генетические признаки, которые повышают вероятность выживания и размножения своих обладателей, будут из поколения в поколение встречаться в популяции все чаще.

В 1845 г. Дарвин опубликовал «Путешествие на „Бигле“», захватывающий и интересный рассказ о своих впечатлениях во время пятилетнего кругосветного плавания на британском военном корабле, занимавшемся топографиче-

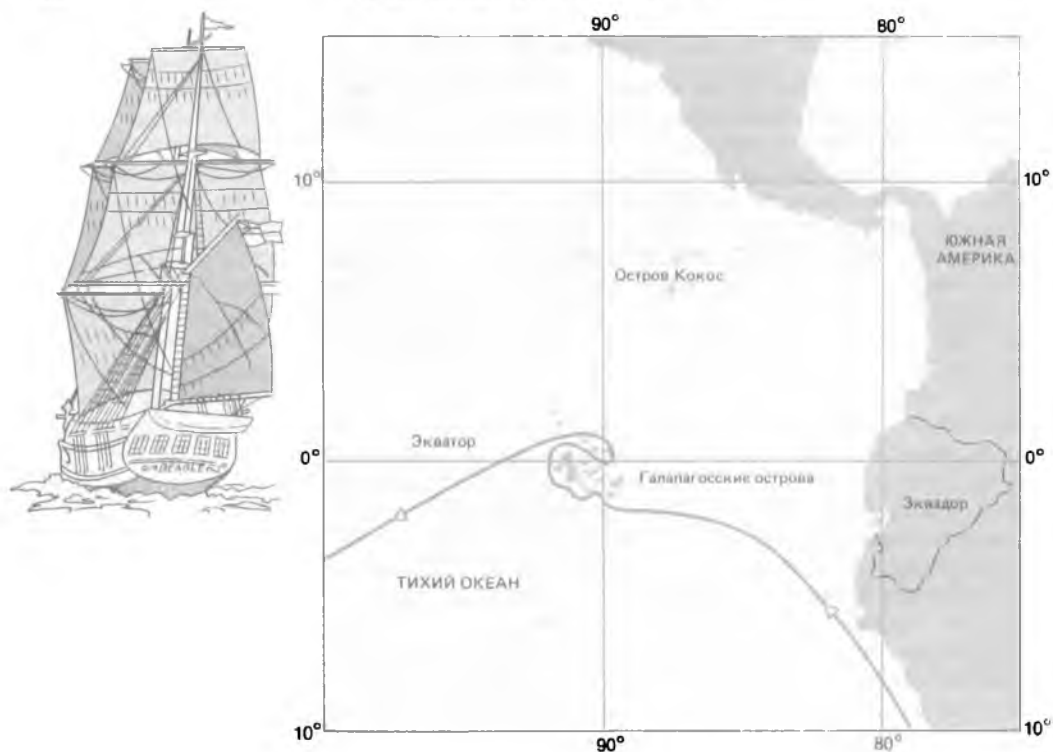


Рис. 2.6. Местоположение Галапагосских островов и часть пути корабля «Бигль» (синяя линия). Эволюционные эффекты на этих островах особенно ярко выражены, потому что

острова изолированы от суши и друг от друга. Эволюция немногочисленных растений и животных, занесенных на Галапагосские острова, протекала по-разному на разных островах.

ской съемкой и сборами коллекций. Ряд мест этой книги показывает, что Дарвин уже тогда понимал, каким образом происходит эволюция и естественный отбор. О многочисленных видах выюров, встречающихся только на Галапагосских островах (рис. 2.6 и 2.7), он писал:

«Наблюдая эту постепенность и разнообразие строения в пределах одной небольшой, связанной тесными узами родства группы птиц, можно действительно представить себе, что вследствие первоначальной малочисленности птиц на этом архипелаге был взят один вид и модифицирован в различных целях».



Рис. 2.7. Три вида дарвиновых выюров. На Галапагосских островах обитает всего 13 видов этих птиц. Дарвина поразило сходство между ними, позволявшее предположить, что у них был общий предок. Однако различия в общих

размерах, форме клюва и биологии питания заставили его допустить, что в каждой изолированной популяции в процессе эволюции возникли адаптации к острову, на котором она обитала, и к своему образу жизни.



Рис. 2.8. На Дарвина произвело глубокое впечатление число видов, встречающихся только на Галапагосских островах. О двух обитающих там видах игуан он писал: «Таким образом, очень интересно найти хорошо выраженный род, содержащий как морской, так и наземный виды, обитающие в столь ограниченной части земного шара». А. Морская игуана, о которой Дарвин писал, что она «очень своеобразна и отличается... от своего ближайшего родича [материковой] игуаны... Это безобразное создание грязно-черного цвета, глупое и медлительное...

конечности и сильные когти превосходно приспособлены для передвижения по неровной растрескавшейся массе лавы». Б. Наземная игуана: «Мы довольно долго не могли отыскать место, где не было бы их нор, чтобы разбить нашу единственную палатку. Подобно своим морским собратьям, животные эти безобразны, с желтовато-оранжевым брюхом и коричневатокрасной спиной. Вареное мясо этих ящериц белого цвета и может понравиться тем, кто не слишком разборчив и лишен предрассудков». (William Camp)

В той же книге он упоминал о естественном отборе:

...некий сдерживающий фактор постоянно препятствует слишком быстрому увеличению численности всякого организованного существа, остающегося в естественном состоянии. Количество доступной пищи в среднем остается постоянным; и тем не менее у каждого животного наблюдается тенденция к увеличению численности в геометрической прогрессии».

Дарвин понимал, что некая сила, которую он позднее назвал «естественным отбором», постоянно сдерживает потенциальные взрывы численности организмов. Эта мысль возникла у него в результате прочтения очерка о народонаселении, написанного Томасом Робертом Мальтусом (Thomas Robert Malthus) (рис. 2.9). Благодаря Дарвину широкую известность приобрело выражение Мальтуса «борьба за существование», которую оба они считали неизбежным результатом несоответствия между быстрым ростом популяций и ограниченностью пищевых ресурсов.

В окончательном виде Дарвин изложил свою теорию в книге «Происхождение видов путем естественного отбора», которая вышла в свет в 1859 г. и немедленно приобрела широкую известность. В ней Дарвин привел свои собственные данные и материалы других исследователей как по живым, так и по вымершим организмам, подтверждающие его взгляды. Некоторые биологи приняли теорию Дарвина с энтузиазмом; они поняли ее логичность и способность объяснить столь многие различия между организмами и своеобразные черты каждого из них. Другие, однако, сохраняли верность прежней точке зрения, и лишь в XX в. большинство биологов полностью признало существование эволюции и естественного отбора как её главного механизма.

В основе одного из главных и широко распространенных возражений против теории естественного отбора лежало неверное представление о действии наследственных факторов: считалось, что наследственные факторы родитель-



Рис. 2.9. Томас Мальтус. (Biophoto Associates, National Portrait Gallery, London)

ских особей сливаются у их потомков. Из этого представления следует, что наследственная изменчивость в популяции должна с каждым поколением уменьшаться, пока все члены популяции не станут одинаковыми, так что естественному отбору не на что будет действовать. Теперь мы знаем, что гены не сливаются, но Дарвин и большинство других биологов XIX в. считали, что они сливаются. Хотя Грегор Мендель (Gregor Mendel) опубликовал основные законы современной генетики в 1886 г., его работа оставалась совершенно неизвестной, пока в 1900 г. эти законы не были открыты вновь и не были преданы гласности. Исследования Менделя показали, что гены наследуются независимо друг от друга и не сливаются у потомков. Таким образом, генетическая изменчивость сохраняется в каждом поколении (см. гл. 16).

Другим большим препятствием к принятию теории естественного отбора



Рис. 2.10. Результаты искусственного отбора, производимого человеком. Эти различные породы крупного рогатого скота были выведены

путем избирательного скрещивания особей, обладающих желаемыми признаками. (Biophoto Associates)

было то, что Дарвин иллюстрировал отбор примерами, заимствованными из области селекции культурных растений и домашних животных. Животноводы, например, проводили отбор крупного рогатого скота на повышение удойности (голландская порода), на высокое содержание жира в молоке (джерсейская порода), на количество мяса (герфордская порода) (рис. 2.10). Такой искусственный отбор приводит к резким изменениям за относительно небольшое число поколений и служит убедительным доказательством эволюции. Эта эволюция, однако, происходит в результате преднамеренных действий со стороны селекционеров, стремящихся к получению определенных результатов. Дарвин не представил ни одного убедительного доказательства того, что отбор действительно происходит в природе. Его противники заявляли, что у природы нет ни разума, ни устремлений, ни целей. Как в результате ряда случайных событий могут возникать организмы, будто бы специально созданные для того места, которое они занимают в природе? Пример отбора в природной популяции, описанный в следующем разделе, был выявлен только спустя сто лет.

2.3. Естественный отбор

Березовая пяденица

Классическим примером естественного отбора, подтвержденным наблюдениями и экспериментальными данными, служит история с березовой пяденицей, широко распространенной в Англии. В XIX в. многие жители Англии занимались ловлей бабочек с таким же рвением, с каким некоторые люди в наши дни собирают марки или монеты, и коллекционеры жадно искали, в частности, редкие экземпляры березовой пяденицы, которые были бы черными; а не серыми. Осматривая коллекции, собранные примерно с 1850 по 1950 гг., биологи обнаружили, что черная форма пяденицы в течение этих ста лет становилась все более обычной, а серая – все более редкой, особенно вблизи промышленных городов.

В чем причина такого изменения? Биологи обратили внимание на то, что эти бабочки днем неподвижно сидят на стволах деревьев, где их серая окраска хорошо сливается с фоном, создаваемым светло-серыми лишайниками, которыми покрыты деревья. Возникло предположение, что увеличение доли черных бабочек было результатом промышленной революции: от копоти, образующейся при сжигании больших количеств угля, лишайники гибли, а стволы деревьев чернели. На темном фоне серая форма березовой пяденицы стала более заметной для главного врага пядениц – птиц, которым стало легче ее ловить. В этих новых условиях черные бабочки оказались лучше защищенными от голодных птиц (рис. 2.11).

Бернард Кеттлуэлл (Bernard Kettlewell) понял, что этот случай предоставляет великолепную возможность для экспериментального исследования естественного отбора. Он вырастил в лаборатории большое число серых и черных пядениц, пометил их и выпустил на волю в двух местностях: в незагрязненной сельской местности, где наблюдателю-человеку было легче разглядеть черную форму, и в загрязненном промышленном районе, где на почерневших стволах деревьев серая форма была видна лучше. Затем Кеттлуэлл постарался выловить как можно больше своих меченых бабочек. В промышленном районе процент выловленных черных особей был вдвое выше процента серых особей.



Рис. 2.11. Две формы березовой пяденицы. А. На покрытом лишайниками стволе дерева в незагрязненной местности серая форма так хорошо соответствует фону, что ее почти невозможно разглядеть (правее и ниже черной формы). Б. На закопченном стволе. (Bernard Kettlewell)

но в незагрязненном сельском районе он был вдвое ниже (табл. 2.1). Это соответствовало предсказанию, что вероятность выживания (а следовательно, и поимки) серых бабочек должна быть выше в сельской местности, тогда как у черных бабочек больше шансов выжить вблизи городов.

Таблица 2.1. Численность серой и черной форм березовой пяденицы, выловленных в двух разных районах, в которых были выпущены меченые особи

Местность	Год		Серые	Черные
Дорсет (незагрязненная)	1953	Число выпущенных	469	473
		» пойманных	62(13,2%)	30(6,3%)
Бирмингем (загрязненная)	1953	» выпущенных	137	447
		» пойманных	18(13,1%)	123(27,5%)
Бирмингем (загрязненная)	1955	» выпущенных	64	154
		» пойманных	16(25,0%)	82(53,3%)

В этом эксперименте в роли «хищника» выступал человек (тот, кто вылавливал бабочек), однако в обычных условиях люди не представляют серьезной угрозы ни для одной из форм березовой пяденицы. Служит ли дифференциальная покровительственная окраска защитой от истинных хищников, охотящихся на этих бабочек? Чтобы выяснить это, Кеттлуэлл спрятался в укрытии и наблюдал за бабочками, сидящими на стволах деревьев. В одном случае он наблюдал за одинаковым числом серых и черных бабочек в незагрязненной местности. Птицы выловили 164 представителя черной и только 26 – серой формы.

Ясно, что в загрязненной местности доживет до половой зрелости и оставит потомство большее число черных, а не серых бабочек. Поскольку окраска у этих бабочек наследуется, в следующем поколении черных бабочек будет пропорционально больше, чем в предыдущем. Иными словами, частота гена черной окраски в популяции с течением времени возрастает, а это и есть эволюция.

Естественный фактор, осуществляющий отбор в данном случае, ясен: в загрязненных районах птицы поедают больший процент бабочек, содержащих ген серой окраски, чем бабочек с геном черной окраски. Естественный отбор

создал популяции этой бабочки, хорошо приспособленные к выживанию в окружающих их средах, популяции, признаки которых изменяются с изменением условий среды.

На основе этих данных мы можем предсказать, что если загрязненность в промышленных районах уменьшится, то черные бабочки станут в них более редкими, а серые – более обычными. И в самом деле, принятый в 1952 г. закон о чистоте воздушного бассейна уменьшил загрязненность воздуха в Англии. Сборы березовой пяденицы, проводившиеся в промышленном Манчестере в годы, последовавшие за 1952 г., свидетельствуют о резком увеличении в популяции этой бабочки доли серых особей за счет черных. Возможность предсказывать таким образом будущие события – самое впечатляющее доказательство, какое только можно привести в пользу научной теории.

Толерантность растений к токсичным металлам

Другой хорошо обоснованный пример естественного отбора обнаружен у растений, растущих на почве, которая содержит отходы медных, цинковых или свинцовых руд. Эти металлы токсичны, и большинство видов растений не может расти на загрязненной ими почве. Все же возле рудников встречаются растения, принадлежащие к тем же видам, которые растут на соседних пастбищах, но не толерантные к токсичным металлам. В одном эксперименте на почве, загрязненной медью, были высеяны семена злаков, собранные в нетолерантной популяции, и лишь одно из 7000 семян выжило и проросло; очевидно, медь представляет собой мощный селективный фактор! Дженис Антонович (Janis Antonovics) высеяла на загрязненной почве семена, полученные от толерантной популяции злаков, и обнаружила, что эти семена сильнее варьировали по своей толерантности к металлам, чем взрослые растения той популяции, из которой они были взяты. Это означает, что в каждом новом поколении (семена) существовала значительная генетическая изменчивость, и содержание в почве металла «выметало» особей, лишенных тех генов, которые обуславливают толерантность. Металлы лишь незначительно подавляли прорастание семян; гибель происходила главным образом из-за того, что проростки не могли укорениться. Только высоко толерантные растения дожили до взрослого состояния и вносили свои гены толерантности в генофонд следующего поколения.

Вредители и заболевания

Несколько ярких примеров действия естественного отбора, происходящего на наших глазах, связано с эволюцией устойчивости к пестицидам и антибиотикам.

В Калифорнии распространена щитовка, питающаяся на citrusовых. В начале нынешнего века хозяева citrusовых плантаций начали окуливать деревья цианистым водородом, который убивал этих насекомых. Однако в 1914 г. отдельные особи выдержали обработку, поскольку они обладали геном, от которого зависел распад цианистого водорода в их организме на безвредные соединения. По мере продолжения обработки плантаций выживало все меньше насекомых, не имевших этого гена, и все больше тех, которые обладали им и передавали его своим потомкам. Частота этого нового гена в популяции неуклонно возрастала, пока по существу вся популяция не оказа-



Рис. 2.12. Устойчивость бактерий к антибиотикам. Пушистые шарики в верхней части чашки Петри – скопления гриба *Penicillium*, вырабатывающего антибиотик пенициллин. Пенициллин распространяется по чашке. Четыре белые полосы – ряды бактерий различных разновидностей. Бактерии трех разновидностей гибнут, когда пенициллин доходит до них; четвертая (крайняя правая) разновидность устойчива к пенициллину и продолжает расти. (Biophoto Associates)

лась устойчивой к цианистому водороду. Поскольку щитовки, подобно многим другим насекомым, дают более одного поколения в год, их эволюция протекает быстро. Для борьбы с развитием устойчивости рекомендуется производить опрыскивание только в случае необходимости, применяя в разные месяцы различные химические вещества.

Совершенно та же картина наблюдается при использовании антибиотиков для борьбы с бактериями, вызывающими болезни людей. При воздействии на популяцию бактерий какого-либо определенного лекарственного препарата чувствительные к этому препарату бактериальные клетки гибнут (рис. 2.12). Иногда в популяции встречаются одна или несколько мутантных бактерий, обладающих устойчивостью к данному препарату; такие бактерии выживают и после ослабления конкуренции в результате гибели чувствительных бактерий быстро размножаются. Некоторые штаммы бактерий, вызывающих гонорею (одна из венерических болезней), уже не чувствительны ни к одному из имеющихся в настоящее время лекарственных средств. Поскольку в борьбе с патогенными бактериями антибиотики чаще всего используются в лечебных учреждениях, неудивительно, что некоторые больницы заражены бактериями, устойчивыми к этим препаратам. Во многих странах женщинам рекомендуют рожать дома, если это возможно, так как дома риск бактериального заражения матери и младенца меньше, чем в больнице.

Законодательство большинства стран запрещает добавление антибиотиков в корм скоту. Скот набирает вес быстрее, если скармливать ему антибиотики, но становится при этом гигантским субстратом для роста бактерий, устойчивых к антибиотикам. В США еще продолжается практика добавления антибиотиков в корм для скота и у скота все чаще встречаются устойчивые к ним бактерии.

Патогенные организмы не во всех случаях оказываются хозяевами положения. В 1915 г. почти все устрицы в бухте Мальпек у острова Принца Эдуарда (Канада) погибли от инфекционной болезни. Однако несколько устриц выжили, и началось восстановление популяции. Спустя 15 лет, в 1930 г., патогенный организм все еще присутствовал в популяции, но большая ее часть обладала теперь генетической устойчивостью к заболеванию; лишь одна устрица на тысячу была к нему чувствительна. К 1938 г. урожай устриц был выше, чем до катастрофы, вызванной заболеванием; а когда это заболевание появлялось в других местах, туда посылали устриц из бухты Мальпек, с тем чтобы они передали свою устойчивость популяциям, которые постигло бедствие.

2.4. Генетический вклад в будущее поколения

Выражение «выживание наиболее приспособленных», часто используемое при обсуждении эволюции, подразумевает, что естественный отбор – это отбор на выживание. На самом деле это не так: он отбирает особей, которые передадут свои гены последующим поколениям. Выживание важно потому, что только живые организмы могут воспроизводить себя, но даже воспроизведение не гарантирует эволюционного успеха.

Обратимся к табл. 2.2, в которой показано, сколько молодых скворцов прожило не менее трех месяцев после вылупления. Самки скворцов, которые, казалось бы, размножались наиболее эффективно (по 9–10 яиц в кладке), возможно, были обречены на эволюционный провал и подвергались сильному отрицательному отбору, так как их птенцы практически не выживали. В отличие от этого у самок, откладывавших по 4–5 яиц за раз, число птенцов, проживших по крайней мере три месяца после вылупления, было выше. По-видимому, причина гибели большего числа птенцов при больших кладках состоит в том, что родители в состоянии обеспечить соответствующим количеством пищи не более 4–5 птенцов. Число откладываемых яиц регулируется генетически, и вполне возможно, что молодые птицы получают гены, детерминирующие откладку ими примерно такого же числа яиц, как и у материнской особи. Поэтому гибель птенцов от голода при больших кладках должна понижать частоту генов, детерминирующих большие кладки, в последующих поколениях. Логично предположить, что в иные годы, когда количество доступной птицам пищи больше (или меньше), отбор будет благоприятствовать сохранению особей, несущих гены, детерминирующие более крупные (или мелкие) размеры кладки.

Мысль о том, что естественный отбор усиливает успех размножения (а не просто выживание), делает понятным значение многих других адаптаций, связанных со спариванием и размножением, но никак или почти никак не связанных с длительным выживанием. К числу самых ярко выраженных адапта-

Таблица 2.2. Выживание скворцов *Sturnus vulgaris* в зависимости от числа яиц в кладке¹⁾ (Lack, Ecology, 2, 1948)

Величина кладки (число яиц в гнезде)	Число меченых птенцов	Число отловленных птенцов на 100 по- меченных ²⁾
1	65	0
2	328	1,8
3	1278	2,0
4	3956	2,1
5	6175	2,1
6	3156	1,7
7	651	1,5
8	120	0,8
9, 10	28	0

Число яиц, отложенных на протяжении одного периода гнездования, регулируется генетически и, подобно другим признакам, подверженным генетической изменчивости, находится под действием естественного отбора. Лэк (Lack) метил всех птенцов во всех обнаруженных им гнездах, а затем, спустя несколько месяцев после вылета из гнезда, огламливал их вновь.

²⁾ Учитывались только те из выловленных птенцов, которые были старше трех месяцев.

ций такого рода относятся причудливые особенности биологии размножения многих видов животных и такие физические признаки, как хвосты павлинов и рога оленей. Селективные преимущества различных систем скрещивания и половых признаков мы обсудим в гл. 8.

Действие отбора на изменчивость

Если под действием отбора образуются популяции организмов, все лучше приспособленных к тем средам, в которых они обитают, то почему все представители данного вида до сих пор не стали идентичными друг другу? Сначала можно было думать, что эволюция еще не завершилась, но затем стало очевидно, что пока существуют живые организмы, она никогда не завершится. Условия среды, в которой обитают организмы, постоянно изменяются, и какими бы ни были эти условия, отбор благоприятствует лишь очень немногим генам. Ген, сохраняемый отбором в данное время или в данной среде, подвергается отрицательному отбору в другой среде, и таким образом популяция сохраняет генетическую изменчивость. Кроме того, нередко данной особи селективно выгодно производить разнообразных в генетическом отношении потомков; это повышает вероятность того, что некоторые из них выживут, какими бы ни оказались условия среды.

В Англии некоторые зарянки (рис. 2.13) каждую зиму мигрируют на юг, а другие остаются дома. Если зима в Англии выдается суровая, то доля выживших особей выше среди мигрировавших птиц; если же зима мягкая, то выживших больше среди тех птиц, которые остались дома. Давления отбора для мигрирующих и немигрирующих птиц различны в разные годы, так что в популяции зарянок сохраняются обе черты поведения.

Аналогичным образом благодаря изменяющимся селективным факторам сохраняются различные генетические формы в популяции сахарного клена. Во время засухи 1954 г. в шт. Огайо сохранилось гораздо больше семян «южной» формы этого клена, чем «северной»; однако суровые зимы лучше переносят «северная» форма. В результате в популяции сахарного клена в Огайо сохраняются гены, характерные для обеих форм.



Рис. 2.13. Зарянка. (Biophoto Associates)



Рис. 2.14. Одуванчики. В женских репродуктивных органах цветка одуванчика образуются семена без оплодотворения пылью. Таким образом, семена одуванчика развиваются без

участия мужской родительской особи и содержат те же гены, что и растение, на котором они образовались. (William Camp)

Естественный отбор может не только повышать генетическую изменчивость популяции, но и понижать ее. Например, утиные яйца и новорожденные младенцы имеют больше шансов выжить, если они имеют средние размеры. Отбор благоприятствует таким размерам утиного зародыша или новорожденного ребенка, при которых вероятность их выживания максимальна. В одном исследовании было установлено, что новорожденные, вес которых значительно больше или значительно меньше 3,6 кг, имеют меньше шансов выжить в течение первых месяцев жизни, чем младенцы, вес которых близок к среднему, т. е. к 3,6 кг.

Известны случаи, когда эта тенденция доходит до крайности. У некоторых видов отбор привел к тому, что все их члены – это почти идентичные, превосходно адаптированные организмы. Например, у одуванчиков (рис. 2.14) семена образуются без оплодотворения, так что содержащийся в этих семенах генетический материал идентичен генетическому материалу родительского растения (исключая мутации; см. гл. 8). Тем не менее одуванчики процветают и достигли широкого распространения.

В целом можно сказать, что в зависимости от обстоятельств отбор либо повышает, либо понижает генетическую изменчивость данной популяции, но что в конечном итоге популяция, обладающая некоторым генетическим разнообразием, имеет больше шансов выжить, чем популяция, лишенная его. При изменении условий среды некоторым членам генетически разнообразной популяции обычно удастся выжить; если же все ее члены имеют почти одинаковые гены, то изменение условий среды может привести к гибели всей популяции.

2.5. Другие эволюционные механизмы

Естественный отбор – первый из выявленных факторов эволюции и несомненно самый важный; однако существуют и другие факторы. Один из них – случайность. В результате случайных событий некоторые особи независимо от своей генетической структуры могут или погибнуть, или оставить потомство,

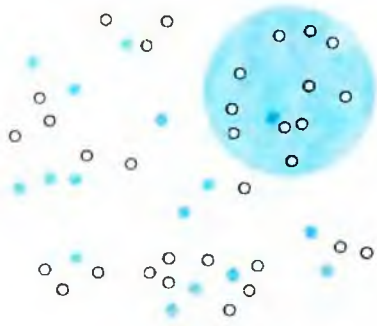


Рис. 2.15. Генетический дрейф. Точки изображают отдельных особей некой популяции. Синие особи несут определенный ген, отсутствующий у белых особей. Допустим, что в каждом отдельном году размножается только 25% членов популяции – те, кто попал в голубой круг. По чистой случайности среди них оказалась лишь одна особь, несущая данный ген; в результате в следующем поколении этот ген будет встречаться гораздо реже.

и любые вызванные этим изменения генофонда обусловлены «выпавшей при раскладе карты».

Особенно важную роль случайные события играют в маленьких популяциях; объясняется это ошибкой выборки: чем меньше выборка, тем менее вероятно, что она отражает истинную долю каждого варианта, представленного в той популяции, из которой она взята. Фактически каждое поколение потомков содержит выборку из генов, имевшихся в предыдущем поколении. Если скрещиваемая популяция невелика, то частоты по крайней мере некоторых генов могут внезапно и резко изменяться за одно или за несколько поколений (рис. 2.15). Такое случайное изменение частоты генов называется *генетическим дрейфом*.

Интересным случаем генетического дрейфа является *эффект основателя*. Когда несколько особей покидают большую популяцию и занимают новую

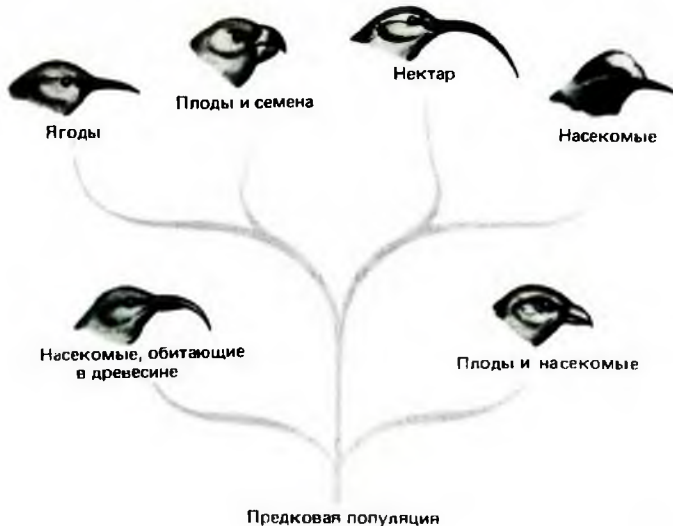


Рис. 2.16. Предполагаемое родословное древо гавайских цветочниц. По всей вероятности, небольшие предковые популяции оказались изолированными на разных островах и эволюционировали, превратившись в различные виды. Каждая популяция вначале имела, по-видимо-

му, свой, отличный от других, набор генов (эффект основателя), которые подверглись различным давлениям отбора в зависимости от доступной пищи (указана для птиц каждого типа). Это привело к различиям в размерах и форме клюва.

область, то весьма велика вероятность, что эти основатели новой популяции не будут содержать репрезентативную выборку всех генов, имевшихся в их прежней популяции. Следовательно, генофонды старой и новой популяций неизбежно будут различаться. Возможно, например, что дарвиновы выюрки (см. рис. 2.7) – потомки нескольких выюрков из Южной Америки, унесенных в море во время бури, осевших на Галапагосских островах и основавших новую популяцию, генофонд которой отличался от генофонда материковой популяции выюрков. В свою очередь некоторые из этих выюрков стали основателями популяций на других островах этого архипелага, и в конце концов все они превратились в разные виды.

Среда новой популяции неизбежно будет несколько отличаться от той среды, которую покинули основатели этой популяции. Таким образом, новая и старая популяции будут испытывать разные давления отбора и будут эволюционировать в разных направлениях (рис. 2.16). Установить, в какой степени генетическое различие между старой и новой популяциями обусловлено эффектом основателя, а в какой – различными давлениями отбора, невозможно.

2.6. Происхождение видов

Самым ярким примером эволюции служит возникновение новых видов из старых. Дать определение вида трудно, однако в качестве рабочего определения можно принять, что *вид* – это группа организмов, которые обычно скрещиваются друг с другом, но не скрещиваются с представителями других таких групп.



Рис. 2.17. Крапивник с острова Сент-Килда (*Troglodytes troglodytes hirtensis*), поймавший какое-то насекомое (А); у этого островного подвида на голове, крыльях и хвосте больше крапинок, чем у материковой формы (Б). (Biophoto Associates)

Две отдельные популяции одного и того же вида могут эволюционировать в различных направлениях, пока они не превратятся в два самостоятельных вида, уже неспособных скрещиваться между собой. На островах Сент-Килда, находящихся недалеко от берегов Шотландии, обитает птица, не встречающаяся больше нигде — особый подвид крапивника. Этот крапивник очень близок к виду, населяющему Шотландию, и почти наверное произошел от какой-то популяции шотландских крапивников, мигрировавших на острова Сент-Килда (рис. 2.17). Самая главная особенность этого примера эволюции состоит в географической разобщенности материковой и островной популяций, которая препятствовала скрещиванию между ними. Если бы птицы из этих двух популяций скрещивались друг с другом, то между ними происходил бы непрерывный обмен генами и они составляли бы части одной популяции. Ни в одной из этих частей не могли бы возникнуть адаптации, соответствующие ее среде, потому что одна часть все время получала бы гены, которым благоприятствует отбор в среде, где обитает другая часть. Для того чтобы произошло образование новых видов, необходимо наличие *репродуктивной изоляции* между двумя популяциями.

Как в упомянутом выше примере с крапивниками репродуктивная изоляция часто возникает в тех случаях, когда две популяции занимают разные области; их члены никогда не встречаются друг с другом, а поэтому скрещивания между ними не происходит. Если свести эти два вида вместе, то некоторые их члены будут скрещиваться друг с другом. Даже столь сильно различающиеся виды как львы и тигры или лошади и ослы скрещиваются в неволе. Но из этого не следует, что львы и тигры не относятся к разным видам. Существование генетических различий между этими видами подтверждается тем, что потомки от гибридов льва с тигром и лошади с ослом стерильны, т. е. не способны к размножению.

Популяции могут давать начало новым видам в том случае, если они не отделены одна от другой. Это может произойти в результате мутации, которая создает репродуктивную изоляцию за один большой скачок. Одна из таких мутаций представляет собой внезапное увеличение нормального количества генетического материала, приводящее к образованию особей, называемых *полиплоидами*. Самыми распространенными и хорошо знакомыми примерами полиплоидов служат *тетраплоидные* цветковые растения, у которых произошло удвоение генетического материала. Полиплоидные растения не могут скрещиваться со своими нормальными родичами, потому что гены тех и других перестали быть совместимыми. Однако полиплоиды, обладающие как мужскими, так и женскими репродуктивными органами, могут размножаться сами по себе. Все их потомки будут полиплоидными, образуя совершенно новую популяцию, репродуктивно изолированную от исходной популяции. Вероятно, более трети всех видов цветковых растений возникло именно таким путем. Нередко полиплоидные растения лучше переносят некоторые неблагоприятные условия среды, такие, как мороз или засуха, чем их нормальные родительские формы. Почти все культурные виды растений — разновидности с плодами и цветками, более крупными, чем у их дикорастущих предковых форм, — являются тетраплоидами (рис. 2.18). Как показали недавние исследования, несколько видов животных, таких, как некоторые прямокрылые и некоторые примитивные рыбы, также возникли путем полиплоидизации.

В других случаях новые виды возникают, возможно, в результате менее резких мутаций. Так, примерно в 1960 г. на вишневых деревьях в шт. Висконсин появилась новая раса яблоневого пестрокрылки. Это произошло, вероятно,



Рис. 2.18. Цветки дикорастущего первоцвета (вверху) и выведенной из него тетраплоидной садовой формы (внизу). (Biophoto Associates)

в результате мелких генетических изменений, повлиявших на способность насекомых распознавать запах определенных химических веществ, служащих указателями при поисках кормовых растений. Представители этой новой «вишневой» расы теперь разыскивают не яблони, а вишневые деревья. (Яблоневые и вишневые деревья биохимически сходны, так как они родственны друг другу.) Эти две расы пестрокрылки обитают бок о бок, но между ними уже существует значительная репродуктивная изоляция¹. Отчасти это обусловлено тем, что взрослые особи обычно спариваются и откладывают яйца на тех же самых деревьях, на которых они кормятся, находясь на стадии гусеницы; таким образом, представители этих двух рас разделены в пространстве. Но, кроме того, они обычно бывают разделены и во времени. В результате естественного отбора «вишневая» раса вылетает теперь раньше, в период созревания вишен, и прежде чем появляется яблонева раса, она успевает в основном закончить спаривание. Все остальное – вопрос времени: постепенно естественный отбор завершит создание репродуктивной преграды между этими двумя расами и они превратятся в самостоятельные виды. Интересно указать, что сама яблоневая пестрокрылка впервые появилась примерно 100 лет назад в долине реки Гудзон; возможно, что вначале это была новая раса вида, питавшегося на дикорастущем боярышнике.

С какой скоростью происходит образование новых видов

Долгое время биологи считали, что эволюция происходит медленно и постепенно. Новые мутации возникают случайно и очень редко; еще реже мутантные гены оказываются чуть благоприятнее генов, уже закрепившихся в генофонде, и в таких случаях естественный отбор медленно сводит на нет частоты этих прежних генов. Популяции вида, живущего в различных локальных средах, испытывают разные давления отбора, которые направляют их по разным ветвям эволюционного пути. В результате такого непрерывного и постепенного накопления мелких изменений из старых видов в конечном счете возникают новые.

За последние годы стало, однако, ясно, что у многих вымерших видов, хорошо представленных в палеонтологической летописи, не удастся выявить та-

¹ Наличие репродуктивной изоляции позволяет рассматривать эти расы как уже возникшие виды. – *Прим. ред.*



Рис. 2.19. Ископаемый папоротник (слева), вымерший примерно 300 млн. лет назад, удивительно схож с ныне живущим папоротником (справа). (Robert J. Lynch)

кую постепенную эволюцию. Напротив, они существовали на протяжении длительных периодов (миллионов лет), изменяясь очень незначительно. Затем они исчезали, а вместо них появлялись родственные, но явно отличающиеся от них виды. Известно немало случаев, когда ископаемые формы, существовавшие миллионы лет назад, поразительно сходны с ныне существующими видами (рис. 2.19).

На основе всего этого в конце сороковых годов Эрнст Майр (Ernst Mayr) и Джордж Гэйлорд Симпсон (George Gaylord Simpson) высказали предположение, что по крайней мере у некоторых видов эволюция происходит по типу, получившему теперь название *прерывистого равновесия*. В 70-х гг. к ним присоединились многие другие эволюционисты. Согласно этой точке зрения, виды могут существовать на протяжении более или менее длительного времени, не изменяясь; это означает, что частоты разных генов остаются вблизи некоторого положения равновесия, определяемого некими общими селективными факторами. Затем какое-то изменение среды или крупная генетическая мутация вызывает быстрые (в эволюционном масштабе времени) изменения в генофонде, и всего за несколько тысяч лет появляется новый вид со своим собственным генетическим равновесием. Такие резкие изменения, вероятно, быстро происходили в небольших локальных популяциях, после чего члены нового вида могли распространяться по обширной территории. Подобная модель позволяет решить еще одну проблему, которая беспокоила Дарвина и многих других исследователей, — проблему внезапного появления нескольких крупных групп организмов. Всякая новая группа организмов должна возникать из предсуществовавшей, и мы вправе ожидать, что будут обнаруживаться ископаемые остатки промежуточных форм, которые заполнят большой отрезок времени, пока новая группа не начнет четко отличаться от своих предковых форм. Однако некоторые группы, такие, как цветковые растения, появляются в палеонтологической летописи во вполне законченном виде, причем нет почти никаких данных, которые указывали бы на то, как они возникли и какие организмы были их предками. Такая картина несовместима с концепцией постепенной эволюции, но она могла быть результатом быстрых взрывов эволюционной активности, как это предполагает модель прерывистой эволюции.

В некоторых случаях новые виды возникают по существу внезапно. Например полиплоидные виды, о которых мы уже упоминали, возникают внезапным скачком при переходе от одного поколения к следующему, а обосо-

бление вишневой расы пестрокрылки в самостоятельный вид займет, возможно, всего несколько десятков лет.

В настоящее время большинство биологов склонны считать, что видообразование может происходить всеми этими способами, т.е. путем медленных постепенных изменений, постулируемых «традиционной» точкой зрения, коротких периодов быстрого изменения, описываемых теорией прерывистого равновесия, и внезапных генетических изменений, происходящих за одно поколение. Однако они расходятся во мнениях относительно того, сколь велика роль каждого из этих способов видообразования.

Краткое содержание главы

Согласно теории эволюции, виды не остаются неизменными, а происходят от предсуществующих видов, наследуя их признаки и модифицируя их. Естественный отбор может происходить под действием любого фактора, который повышает вероятность размножения особей, несущих определенные гены или генные комбинации, по сравнению с особями, несущими другие гены или другие генные комбинации; естественный отбор приводит к эволюции – изменению генных частот в данной популяции от одного поколения к другому. Хотя Дарвин и Уоллес выдвинули эту теорию в 1858 г., убедительные доказательства эволюции природных популяций путем естественного отбора были получены только в XX в. Ученые продолжают накапливать фактические данные, подтверждающие идею эволюции с помощью естественного отбора.

Давления отбора могут оказывать различное действие; некоторые из них повышают генетическую изменчивость популяции, тогда как другие понижают ее. Генетические признаки, выдерживающие процесс отбора, называют адаптациями; адаптации дают возможность организму размножаться в той среде, к которой он приспособлен. Адаптации многочисленны и разнообразны. Единственный реальный эффект естественного отбора состоит в повышении частоты тех генов, которые обеспечивают успех размножения данной особи в следующем поколении.

В целом естественный отбор несомненно представляет собой самый существенный, но не единственный фактор эволюции. Мутации вносят новые гены в генофонд данной популяции, однако они столь редки, что их собственный вклад в эволюцию невелик. Тем не менее они поставляют сырье, на которое действует естественный отбор. В небольших популяциях генетический дрейф может всего за одно или несколько поколений вызвать резкие изменения генных частот.

Вид – это группа скрещивающихся между собой организмов, которые не скрещиваются с представителями других таких групп. Новые виды могут формироваться после того, как две популяции, принадлежащие к одному виду, становятся настолько изолированными друг от друга, что обмен генами между ними оказывается невозможным. Затем каждая из этих популяций эволюционирует под действием локальных давлений отбора, и в конечном итоге они становятся настолько различными, что их рассматривают как самостоятельные виды. Новые виды могут возникнуть также в пределах одной популяции: иногда мутации (например, мутации, вызывающие полиплоидию) сразу создают репродуктивную изоляцию между мутантом и другими членами данной популяции; в других случаях мутации создают частичную репродуктивную изоляцию, а естественный отбор завершает возведение преграды размножению.

Очерк. Чарлз Дарвин

(Большая часть этого очерка представляет собой выдержки из «Автобиографии Чарлза Дарвина»¹; добавления авторов книги набраны курсивом.)

Чарлз Дарвин родился в 1809 г. в семье, принадлежавшей к верхушке среднего класса английского общества, которую так живо описала в своих романах Джейн Остин.

Мой отец отправил меня учиться в Эдинбургский университет, где я провел два года. Я был убежден, что отец оставит мне состояние, достаточное для безбедного существования; этого убеждения оказалось довольно, чтобы подавить во мне всякое стремление к усердному изучению медицины. Все обучение в Эдинбурге сводилось к чтению лекций, а лекции эти были невыносимо нудными. О лекциях д-ра Дункана о *Materia Medica*, начинавшихся в 8 часов утра, да к тому же зимой, я вспоминаю с ужасом. Одной из самых больших неудач в моей жизни оказалось то, что меня не очень понуждали к практическим занятиям по анатомии; я, по всей вероятности, легко преодолел бы отвращение, а приобретенные знания были бы бесценными для всей моей дальнейшей работы.

Дарвин бросил медицинскую школу и отправился в Кембридж изучать богословие.

Благодаря увлечению стрельбой и охотой я попал в развеселую компанию. Часто по вечерам мы обедали все вместе и иногда пили слишком много, а потом распевали песни и играли в карты. Я понимаю, что мне следовало бы стыдиться проведенных таким образом дней и вечеров, но многие из моих друзей были очень милы, и все мы пребывали в прекрасном настроении, а поэтому я не могу не вспомнить об этом времени с большим удовольствием. Однако ни одно занятие в Кембридже не доставляло мне такого удовольствия, как сбор жуков. Ни один поэт никогда не испытывал большего восторга, увидев свое первое напечатанное стихотворение, чем я, когда я смотрел на волшебные слова «Пойман Ч. Дарвином, эскайром» на этикетке к насекомому.

В 1831 г., вернувшись домой, я нашел письмо, в котором мне сообщалось, что капитан Фиц-Рой готов уступить часть своей каюты любому молодому человеку, который согласится отправиться с ним в путешествие на корабле «Бигль» в качестве натуралиста без жалования. Позднее я узнал, что я едва не был отвергнут из-за формы своего носа! Фиц-Рой был ярым приверженцем Лафатера и был убежден, что по чертам лица человека можно судить о его характере.

Путешествие на «Бигле» безусловно было самым значительным событием в моей жизни. Насколько я могу судить, я работал во время этого путешествия так, как это только было возможно, просто ради того удовольствия, которое мне доставляло заниматься исследованиями. Но, кроме того, я был честолюбив и стремился занять достаточно видное место среди ученых.

Во время этого путешествия на меня произвели глубокое впечатление находки огромных ископаемых животных, похожих на ныне существующих броненосцев. Было очевидно, что такого рода факты можно объяснить лишь в том случае, если допустить, что виды постепенно модифицируются. Столь же очевидно было, что ни окружающими условиями, ни волей самих организмов нельзя объяснить бесчисленные примеры превосходной приспособленно-

¹ The Autobiography of Charles Darwin. ed. Nora Barlow. London. Collins. 1958.



Рис. 2.20. Чарльз Лайель. Во время путешествия на «Бигле» Дарвин читал труды Лайеля по геологии и вначале проявлял больший интерес к геологическим, чем к биологическим изменениям. (Smithsonian Institution.)

сти всевозможных организмов к своим местообитаниям. Я вскоре понял, что отбор был тем краеугольным камнем, на котором зиждется успех, достигнутый человеком в выведении полезных пород животных и растений. Но какую роль может играть отбор применительно к организмам, живущим в естественных условиях, в течение некоторого времени оставалось для меня загадкой. В октябре 1838 г. я для развлечения читал трактат Мальтуса о народонаселении, и, поскольку я был вполне готов к тому, чтобы признать происходящую повсеместно борьбу за существование, меня сразу осенило, что в таких условиях благоприятные изменения должны сохраняться, а неблагоприятные — отмирать. Результатом этого должно быть формирование нового вида.

Это был 1838 г. Прошло почти 20 лет, прежде чем Дарвин изложил свою теорию, хотя за это время он писал книги и статьи по множеству других биологических проблем. Объяснение Дарвина о причинах столь длительной задержки ограничивается следующими словами:

Я, наконец, придумал теорию, с которой можно работать; но я был так озабочен тем, чтобы избежать предвзятости в своих суждениях, что решил в течение некоторого времени воздержаться от изложения ее даже в самом кратком виде.

В начале 1856 г. Лайель (геолог) посоветовал мне изложить мою точку зрения достаточно полным образом, и я сразу приступил к этому. Но мои планы были нарушены, так как в начале лета 1858 г. м-р Уоллес (выдающийся естествоиспытатель Альфред Рассел Уоллес) прислал мне свой очерк, в котором была изложена теория, в точности соответствовавшая моей. (Уоллес написал свой очерк за три дня!)

Лайель настоял, чтобы очерк Уоллеса и краткое извлечение из рукописи Дарвина были опубликованы вместе. Вначале я очень не хотел соглашаться на это, думая, что м-р Уоллес может счесть такой мой поступок не имеющим оправданий: в то время я еще не знал, какой это великодушный и благородный человек. И все же наше совместное произведение не вызвало большо-



Рис. 2.21. Создатели современной теории эволюции: Чарлз Дарвин (слева) и Альфред Рассел Уоллес (справа). (Biophoto Associates. Linnacan Society. London.)

го интереса, и единственное замечание, о котором я могу вспомнить, принадлежало профессору Хафтону, приговор которого гласил, что все новое в наших работах неверно, а все что верно – старо. Это показывает, сколь необходимо излагать всякую новую точку зрения достаточно подробно, с тем чтобы возбудить интерес у широкой публики.

Наконец, в 1858 г. была опубликована книга Дарвина «Происхождение видов», в которой он описал эволюцию и естественный отбор. Это подробное изложение его теории, снабженное многочисленными примерами, немедленно привлекло к себе внимание, и спрос на книгу был очень велик. Она породила необычайно жаркие споры – дань, достойная самого оригинального из когда-либо написанных биологических трудов. Особенное беспокойство она вызвала у некоторых служителей христианской церкви, которые до сих пор воспринимают ее как оскорбление своей религии. Этому есть две причины. Во-первых, теория эволюции противоречит буквальному истолкованию библейского учения о сотворении Земли и населяющих ее организмов за семь дней. Это вызывает раздражение у фундаменталистов, которые считают все, что сказано в Библии, сущей правдой. Во-вторых, при поверхностном подходе эта теория ведет к довольно детерминистскому взгляду на жизнь, ибо выходит, что эволюция может происходить без вмешательства человека или бога. Эта вторая точка зрения привела в замешательство самого Дарвина. Его разум отвергал любую реальность, если ее нельзя было немедленно проверить наблюдением или экспериментом.

К концу своей жизни Дарвин писал: Я постепенно утратил веру в христианское учение, как божественное откровение. Его жена, Эмма Веджвуд,

обладавшая очень гибким умом, вела с ним по этому поводу бесконечные споры. Она писала ему: «Быть может, привычка к занятиям наукой, где ничто не принимается на веру, пока не будет доказано, оказывает слишком сильное влияние на твоё восприятие других вещей, которые нельзя доказать таким же образом и которые, если они верны, вероятно, превосходят наше понимание?» Она призывала Дарвина не пытаться применять научный метод к религиозным верованиям, полагая это занятие бессмысленным, поскольку вера и знание — две различные в философском смысле сферы. Однако многие люди, как до, так и после Дарвина, веруют религию наукой и науку — религией.

Многие биологи приняли теорию естественного отбора с распростёртыми объятиями, поскольку она позволяла дать объяснение многочисленным загадочным фактам. Однако время от времени появляются биологи, не ощущающие притягательной силы теории эволюции, и в надежде приобрести выгодную известность они заявляют: «Дарвин был неправ»; обычно при этом оказываются, что они никогда не читали трудов Дарвина и не понимают его теорию. Конечно, современные эволюционисты углубили многие аспекты исследований Дарвина, однако не вызывает сомнений, что теория эволюции остаётся самым плодотворным продуктом биологической мысли за все время существования биологии.

Проверьте себя

В тех случаях, когда предлагается несколько ответов, выберите наилучший из них.

1. В свете данного в этой главе определения эволюции какие из перечисленных ниже объектов или признаков не способны эволюционировать?
 - а) мыши в вашем городе;
 - б) окраска популяции бабочек;
 - в) ваш преподаватель биологии;
 - г) стадо овец;
 - д) бактерии, обитающие в толстом кишечнике.
2. Кеттлуэлл пришел к выводу, что темные бабочки встречаются в загрязненных районах чаще, чем светлые, потому что:
 - а) в промышленных районах темные бабочки откладывают больше яиц, чем светлые;
 - б) темные бабочки более устойчивы к загрязнению;
 - в) вследствие загрязнения некоторые бабочки становятся темнее других;
 - г) в загрязненных районах темные бабочки скорее могут избежать нападения хищников;
 - д) птицы «считают» светлых бабочек вкуснее темных.
3. Какая птица достигнет большего эволюционного успеха?
 - а) откладывает 9 яиц, вылупляется 8 птенцов, размножаются 2;
 - б) откладывает 2 яйца, вылупляется 2 птенца, размножаются 2;
 - в) откладывает 5 яиц, вылупляется 5 птенцов, размножаются 3;
 - г) откладывает 9 яиц, вылупляется 9 птенцов, размножаются 3;
 - д) откладывает 7 яиц, вылупляется 5 птенцов, размножаются 4.
4. Как бы Дарвин объяснил эволюцию длинной шеи у жирафы?
5. В какой из перечисленных ниже популяций генетический дрейф имел бы наименьшее значение?

- а) группа львов в зоопарке;
 - б) тараканы на городской свалке, обработанной пестицидом;
 - в) потомки полиплоидного растения, происходящего от неполиплоидных родительских особей;
 - г) американские журавли – редкий вид, которому грозит вымирание.
6. Новый вид может возникнуть в результате:
- а) удвоения генетического материала (у цветковых растений);
 - б) постепенного накопления изменений, сохраняемых отбором в данных локальных условиях;
 - в) мутации, препятствующей размножению в паре с большинством других членов данного вида;
 - г) всех перечисленных выше условий;
 - д) только условий а и б.

Вопросы для обсуждения

1. На основе данных, приведенных в табл. 2.2, решите, почему скворцу может быть невыгодно откладывать очень небольшое число яиц?
2. Какая из самок скворцов, перечисленных в табл. 2.2, оставит в популяции наибольшее число своих потомков и, следовательно, внесет наибольший вклад в генофонд следующего поколения?
3. При какой величине кладки выживает наибольшее число птенцов? Соответствует ли это число наиболее часто встречающимся размерам семьи (допустите, что экспериментатор пометил каждую птицу, которую удалось обнаружить)?
4. Допустим, что в результате изменения среды количество доступной скворцам пищи сократилось вдвое. Можно ли ожидать при этом постепенного изменения наиболее часто наблюдаемого размера семьи? Каким образом произойдет это изменение?
5. Можно ли считать все причины, вызывающие гибель организмов, естественным отбором? Если организмы погибли при землетрясении, то означает ли это, что они подверглись отрицательному отбору?
6. Хорея Гентингтона – наследственная болезнь человека, при которой происходит дегенерация клеток некоторых отделов головного мозга, что проявляется в непроизвольных движениях, похожих на танец. Болезнь обычно начинается после 40 лет, т.е. в период, когда большинство людей уже закончило свои репродуктивные функции. Может ли такой признак подвергаться отрицательному отбору?
7. Подвержена ли эволюция человека таким же давлениям отбора, как и эволюция других видов? Почему это происходит или не происходит?
8. Почему яблоневая и вишневая расы яблоневой пестрокрылки могут за одно-два десятилетия превратиться в самостоятельные виды, тогда как светлая и темная формы березовой пяденицы не стали отдельными видами более чем за 100 лет?

Глава 3

Разнообразие живых организмов

Проработав эту главу вы должны уметь:

1. Перечислять или распознавать признаки следующих групп: бактерии, простейшие, губки, кишечнополостные, плоские черви, круглые черви, кольчатые черви, моллюски, членистоногие, насекомые, иглокожие, хрящевые рыбы, костные рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие, мхи и печеночники, папоротники, хвойные, цветковые растения и грибы. По заданным признакам назвать группу, для которой они характерны.
2. Назвать три группы рыб и четыре группы наземных позвоночных; привести примеры представителей каждой группы или распознавать их; сравнивать представителей этих групп по строению тела и особенностям размножения.
3. Сформулировать некоторые преимущества одноклеточности и многоклеточности, двусторонней симметрии, жизненного цикла со свободноплавающей личиночной стадией и прикрепленной взрослой формой.
4. Перечислить и объяснить трудности, связанные с жизнью на суше, для организма, развивающегося в воде, и привести примеры адаптаций у растений, а также у насекомых и других беспозвоночных, благодаря которым они могут жить на суше.
5. Обсудить, чем вызвано процветание насекомых как группы.
6. Рассказать, как отразилось на цветковых растениях то обстоятельство, что их эволюция протекала в условиях обилия наземных животных.
7. Указать экономическое значение бактерий, простейших, водорослей, грибов, хвойных и цветковых растений.
8. Правильно употреблять следующие термины: одноклеточный, многоклеточный, морской, наземный, фотосинтезирующий, планктон, водоросли, личинки, лучевая и двусторонняя симметрия, беспозвоночное, позвоночное, спора.

Живые существа впервые появились на Земле примерно три с половиной миллиарда лет назад. Их потомки достигли такого большого разнообразия, что в настоящее время число видов, населяющих Землю, достигает нескольких

миллионов; среди них есть такие необычные формы, как трубказуб (млекопитающее, питающееся муравьями) или некоторые тропические жуки и всевозможные цветковые растения, грибы, рыбы, птицы и т. п.

В основе всего этого разнообразия лежит некое единство: у всех организмов имеются определенные общие черты (разд. 1.5). Кроме того, все организмы построены из сходных единиц, называемых клетками. *Клетка* это небольшая, но высокоорганизованная частица живой материи; она усваивает пищу, используя ее для поддержания своего существования и для роста, и может в конечном счете разделиться на две клетки, каждая из которых содержит генетический материал, идентичный генетическому материалу исходной клетки (гл. 10). Некоторые организмы состоят всего лишь из одной клетки; эти *одноклеточные формы*, такие, как бактерии и дрожжи, обычно имеют микроскопические размеры. Крупные организмы, которые мы привыкли видеть вокруг, — *многоклеточные*, т. е. состоят из множества клеток, например тело человека построено из многих миллиардов клеток.

Первые живые организмы несомненно представляли собой одиночные клетки, имевшие очень простое строение и во многом походившие на нынешних бактерий. Позднее возникли более сложные одноклеточные формы, и, наконец, некоторые из них дали начало многоклеточным организмам. В этой книге мы делим организмы на пять больших царств.

Монеры, или бактерии, — одноклеточные организмы, клетки которых имеют простое строение.

Протисты — одноклеточные организмы с более сложной структурой.

Растения

Животные

Грибы

} по большей части многоклеточные организмы.

(В царстве растений и царстве грибов имеются также одноклеточные формы. Вирусы не считаются живыми организмами, потому что они не обладают всеми признаками, характерными для жизни (см. разд. 1.5). Вирусы рассматриваются в гл. 14.)

Эта глава посвящена описанию крупных групп организмов. Каждая группа имеет свой особый основной план строения, адаптированный к определенному образу жизни, а у каждого вида, принадлежащего к данной группе, в процессе эволюции сложилась собственная разновидность этого плана — своего рода эволюционные «вариации на заданную тему». Во многих группах этот план строения настолько гибок, что у них происходит *адаптивная радиация*, давая начало видам, приспособленным ко многим различным образам жизни. Признаки, с помощью которых достигается соответствие между организмом и его образом жизни, называют *адаптациями*.

Проиллюстрируем понятия адаптивной радиации и адаптаций на примере хорошо знакомой нам группы — на млекопитающих. Млекопитающие (к ним относится и человек) — это животные, тело которых покрыто шерстью или волосами (адаптация, задерживающая потери тепла организмом) и у самок которых млечные железы вырабатывают молоко — адаптация для выкармливания детенышей. Первые млекопитающие были мелкими животными, похожими на крыс, но затем эта группа претерпела адаптивную радиацию, заняв самые различные местообитания и приспособившись к самым различным образам жизни. Киты достигли огромных размеров, их передние конечности и хвост превратились в плоские ласты, а задние конечности атрофировались. Летучие мыши приобрели способность к полету при помощи крыльев, образованных тонкими летательными перепонками, натянутыми между пальцами

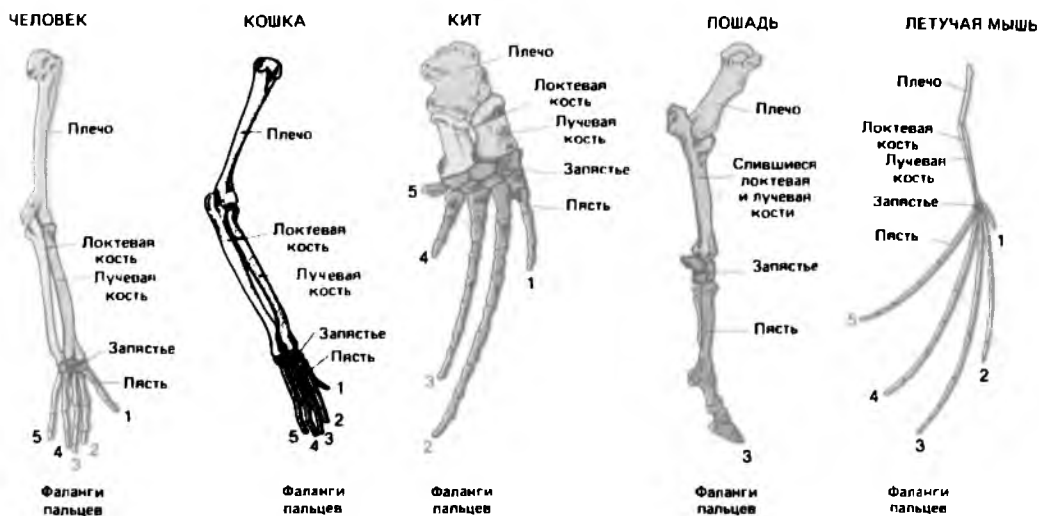


Рис. 3.1. Скелеты передних конечностей человека, кошки, кита, лошади и летучей мыши обладают одним и тем же основным планом строения. У разных видов соотношения размеров различных костей в процессе эволюции стали неодинаковыми, поскольку их конечности адаптировались к выполнению разных функ-

ций. Пальцы обозначены цифрами 1-5; обратите внимание на то, что у лошади утрачены все пальцы, кроме третьего, который сильно увеличен. Названия костей приведены для того, чтобы облегчить их сопоставление у разных животных; заучивать эти названия необязательно.

передних конечностей, боками тела, задними конечностями, а иногда и хвостом. У кошек и лошадей развились длинные ноги для быстрого бега. При взгляде на скелеты различных млекопитающих можно заметить, что все они состоят из одного и того же основного набора костей, связанных с адаптацией каждого вида к своему образу жизни (рис. 3.1).

Мы начнем наше изучение с самых простых живых организмов – бактерий. Затем мы предпримем путешествие на берег моря и рассмотрим многочисленные группы *морских* организмов. Наконец, мы обратимся к суше и изучим *наземные* формы, предки которых успешно совершили нелегкий эволюционный переход к жизни на суше.

3.1. Царство монер

Поскольку клетки монер имеют очень простое строение, принято считать, что они возникли раньше, чем другие группы живых организмов. В пользу такой теории свидетельствует также тот факт, что самые древние известные нам ископаемые организмы очень похожи на некоторых ныне живущих монер. Монеры столь малы, что даже под микроскопом имеют вид мельчайших точек, и мало-мальски существенные данные о них были получены лишь в середине XIX в.

Бактерии. Простые бактериальные клетки бывают трех типов: сферические, палочковидные и спиралевидные (рис. 3.2). Химический же состав их чрезвычайно разнообразен, и это позволяет им процветать в весьма различных условиях. Некоторые бактерии сами синтезируют себе пищу, используя в качестве

Рис. 3.2. Три формы бактерий. А. Эти сферические бактерии не отделяются друг от друга сразу же после клеточного деления, а остаются вместе, образуя крошечные квартеты в эпителии, выстилающем дыхательные пути. Б. Палочковидные бактерии. В. Крупные спиралевидные бактерии; на обоих концах клеток имеются нитевидные жгутики, используемые при движении. (Carolina Biological Supply Company)



сырья двуокись углерода. Для синтеза питательных веществ необходима энергия; *фотосинтезирующие бактерии* используют энергию солнечных лучей, а другие — *хемосинтезирующие* — энергию, высвобождающуюся при различных химических реакциях, например реакции окисления сероводорода (газ, обуславливающий неприятный запах тухлых яиц). Недавно в глубинах океана вокруг горячих подводных ключей, выбрасывающих воду, насыщенную сероводородом, ученые обнаружили благоденствующие популяции хемосинтезирующих бактерий. В этой среде, где слишком темно для того, чтобы в ней могли обитать растения, эти бактерии служат единственным источником пищи для нескольких видов животных. Многие бактерии не синтезируют свою пищу сами, а потребляют вещества, поставляемые другими организмами. Так, существуют бактерии, обитающие в живых организмах, и бактерии, питающиеся выделениями животных и растений или их мертвыми телами.

Некоторым бактериям необходим кислород, другие могут жить только в его отсутствие, а третьи — как в тех, так и в других условиях. Некоторые виды живут в горячих источниках, где температура достигает 80 °C, а дру-

гие – в снежных сугробах; есть и такие виды, которые могут жить только при температуре тела человека.

Быстрое размножение бактерий обуславливает их быструю эволюцию, что в свою очередь делает возможным такую грандиозную адаптивную радиацию. Кроме того, бактерии легко проникают в новые местообитания, куда их заносят животные или же водные и воздушные течения.

Многие бактерии полезны человеку, хотя мы редко это осознаем. Бактерии играют важную роль в качестве *организмов-разрушителей*, осуществляя разложение сложных химических соединений, содержащихся в мертвых животных и растениях, на более простые компоненты; эти компоненты затем вновь возвращаются в круговорот веществ, поскольку они усваиваются растениями, а растениями в свою очередь питаются животные. Бактерии обитают также в организме человека: на поверхности кожи, в носовой и ротовой полостях, в толстом кишечнике и во влагалище; эти бактерии оберегают нас от инфекционных заболеваний, вытесняя своих патогенных родичей. Мы обычно считаем присутствие бактерий в пище нежелательным; между тем они совершенно необходимы для производства различных пищевых продуктов, а некоторые из них даже используются в качестве консервантов. На бактериальном брожении основано приготовление простокваши, кислой капусты, маринадов, уксуса и многих сыров. При помощи бактериального брожения можно получать продукты, пригодные для длительного хранения; это имело особенно большое значение до появления холодильников.

В любой пище, которую мы потребляем, содержатся бактерии. Молоко, только что надоенное от здоровой коровы, стерильно, однако к тому времени, когда оно попадает к нам на стол, оно содержит несколько видов бактерий. Наличие бактерий в пищевых продуктах часто создает большие неудобства, поскольку ведет к порче продуктов; некоторые же бактерии, такие, как *Salmonella* и *Clostridium botulinum*, вызывают заболевания у человека. *Clostridium* – одна из многих бактерий, вырабатывающих *токсины* (яды). Ботулинический токсин («колбасный яд») выделяется из бактериальной клетки и сохраняет свою активность даже после того, как сама клетка гибнет. (Вызываемые *Clostridium* случаи ботулизма за последние годы участились в связи с распространением домашнего консервирования продуктов.) *Clostridium* растет только в отсутствие кислорода и не выносит кислой среды. Чтобы избежать ботулизма, следует перед употреблением консервированных продуктов проваривать их в течение 15 мин, так как под действием тепла ботулинический токсин разрушается, заготавливать впрок только маринованные продукты и никогда не употреблять в пищу консервы, если крышка банки вздулась под давлением образовавшихся в ней газов. (Банка, на которой имеются вмятины, не представляет опасности, если она цела.) Полностью уничтожить всех содержащихся в пище нежелательных бактерий невозможно. Можно лишь замедлить их размножение. Размножение бактерий замедляется также при замораживании и при сильном нагревании; именно последнее обстоятельство служит одной из причин того, что пищевые продукты обычно подвергают кулинарной обработке. Добавление некоторых химических веществ также снижает рост бактерий в пищевых продуктах.

Некоторые патогенные бактерии разрушают клетки организма-хозяина, но большая их часть вызывает заболевания, вырабатывая токсины, которые наносят вред хозяину. Бактерии, вызывающие дифтерию, столбняк, холеру, дизентерию, чуму и ботулизм, выделяют токсины, распространяющиеся в организме. Однако чаще токсины остаются в наружной стенке бактериальной

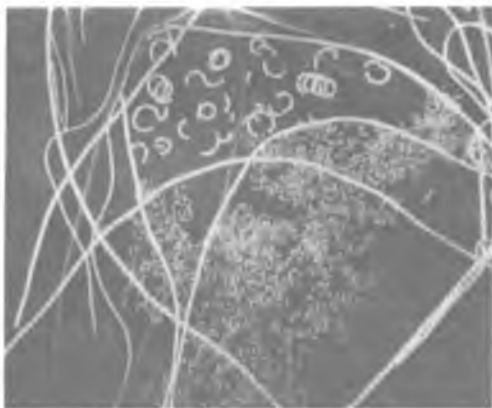


Рис. 3.3. Монеры. Эти тонкие волокна, ожерелья и скопления точек – разные виды цианобактерий, собранных с поверхности пруда. (Biophoto Associates)

клетки; такие токсины вызывают повышение температуры и повреждают систему кровообращения хозяина.

Цианобактерии. Цианобактерии – это группа фотосинтезирующих монер, которые играют важную роль в синтезе питательных веществ в океане и в пресных водоемах (рис. 3.3). Некоторые представители этой группы прекрасно растут в загрязненных озерах, и выделяемые ими токсины могут вызвать гибель рыбы и делают воду непригодной для питья.

В палеонтологической летописи сохранились обширные подушкообразные скопления цианобактерий, которые были широко распространены в древних мелководных морях. Некоторые монеры в конечном итоге дали начало первым протистам, а позднее от разных линий протистов произошли многоклеточные организмы. Теперь мы отправимся к морю, чтобы ознакомиться с ныне живущими представителями этих групп.

3.2. Процеживая морскую воду

Если тянуть по поверхности моря очень тонкую сеть, то в нее попадает *планктон* – взвешенные в верхних слоях воды организмы, настолько мелкие, что для их изучения приходится пользоваться микроскопом. Некоторые из этих организмов относятся к протистам и состоят всего из одной клетки, а другие – многоклеточные растения и животные.

При рассмотрении планктонных организмов под микроскопом можно заметить, что многие из них содержат зеленые или желтые тельца; это – *хлоропласты*, осуществляющие фотосинтез. Фотосинтезирующих простейших и просто организованные многоклеточные растения часто объединяют под общим названием *водоросли*. Водоросли живут в воде или во влажных местобитаниях на суше.

Одну из крупных групп фотосинтезирующих протистов составляют *диатомовые водоросли*. У диатомей (рис. 3.4) каждая отдельная особь окружена тонкой изящной клеточной оболочкой, пропитанной кремнеземом – веществом, из которого состоят песок и стекло. Поскольку кремнезем не поддается биохимическому разложению, оболочки мертвых диатомовых водорослей не разрушаются, а оседают на дно моря. Большие пласты остатков диатомей в результате различных процессов в земной коре переместились ближе к поверхности; эта так называемая диатомовая земля добывается и исполь-



Рис. 3.4. Микрофотография диатомовой водоросли, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа; 1 мкм = 0,001 мм. (Biophoto Associates)



Рис. 3.5. Микрофотография одной из динофлагеллат, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа. (Biophoto Associates)

зуется как абразивный материал и наполнитель в воздушных и водяных фильтрах.

Другая группа протистов, столь же многочисленных, как и диатомовые водоросли, получила название *динофлагеллат* (рис. 3.5), поскольку каждая их клетка снабжена двумя *жгутиками* – бичевидными придатками, которые, извиваясь, проталкивают ее через воду. Некоторые динофлагеллаты покрыты «броней», тогда как у других клетка голая. Некоторые виды люминесцируют, т. е. испускают вспышки света. Английский зоолог Элистер Харди (Alister Hardy) так описывает встречу с этими организмами в Ла-Манше:

«Я посмотрел за борт и увидел небольшую стайку рыб, по всей вероятности макрелей, которые ярко светились, так как каждая рыбка была покрыта огненной оболочкой: они метались из стороны в сторону, спасаясь от какой-то преследовавшей их гораздо более крупной рыбы, которая тоже ярко горела. Когда подняли заброшенную планктонную сеть, она ярко светилась; стало ясно, что в море полно очень мелких... динофлагеллат, принадлежащих к роду *Gonyaulax*».

Gonyaulax (теперь ее название пишут так) знаменита еще и тем, что некоторые ее формы вырабатывают нейротоксин, который может оказаться смертельным для человека. В периоды всплеск численности *Gonyaulax* моллюски, поглотившие большие количества этих динофлагеллат, становятся непригодными в пищу человеку. Поскольку *Gonyaulax* содержат красный пигмент, при высокой плотности их популяции вода становится красной – это сигнал тревоги, известный под названием «красного прилива». Теплая погода способствует росту и размножению *Gonyaulax*; отсюда старое предостережение – не употреблять в пищу моллюсков в те месяцы, в названиях которых нет буквы «р».



Рис. 3.6. Нефтеперегонный завод для переработки нефти – продукта, образовавшегося из планктонных организмов, живших миллионы лет назад.

Как диатомовые водоросли, так и динофлагеллаты сыграли большую роль в образовании запасов нефти, которую мы сегодня так интенсивно используем. Эти клетки запасают избыточные количества питательных веществ в виде масел, которые с течением времени, по мере опускания мертвого планктона на морское дно, накапливались и подвергались химическим изменениям под давлением вышележащих отложений ила.

В планктонную сеть могут попасть многочисленные протисты, которые не способны к фотосинтезу, а поедают другие организмы. Некоторые из них снабжены одним или несколькими жгутиками; другие покрыты более короткими выростами протоплазмы – ресничками, которые, ударяя по воде подобно веслам, продвигают животное вперед (рис. 3.7, *вверху*). Есть простейшие, не имеющие постоянных органов движения; вместо этого у них в каком-либо участке клетки образуется выступ – *псевдоподия* (ложноножка), в которую переливается часть клеточного содержимого (рис. 3.7, *внизу*). У многих видов имеются раковинки, состоящие из белка, кремния или карбоната кальция (извести). Эти раковинки могут накапливаться в больших количествах; знаменитые Белые обрывы Дувра представляют собой отложения мела, образованные раковинками планктонных организмов и достигающие толщины свыше 50 м.

Среди многоклеточных планктонных организмов немало личинок различных животных; личинками называют неполовозрелые стадии развития, сильно отличающиеся по внешнему виду от взрослых особей данного вида (всем хорошо знакомы такие личинки, как гусеницы и головастики). Многие виды

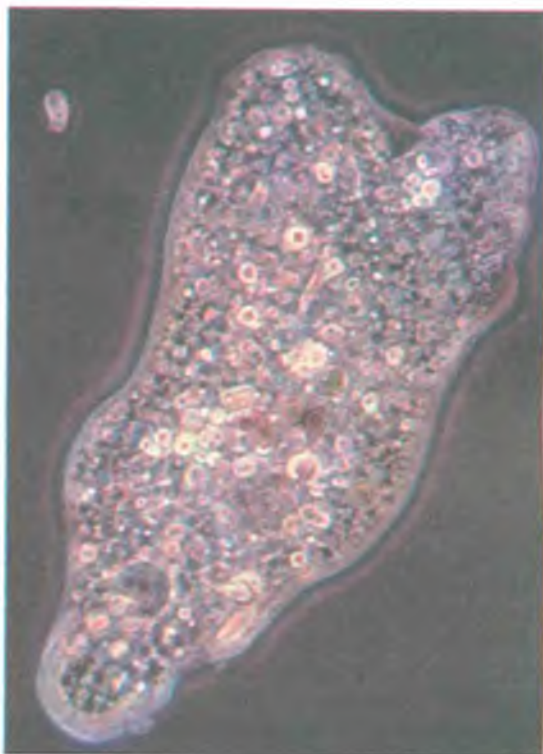
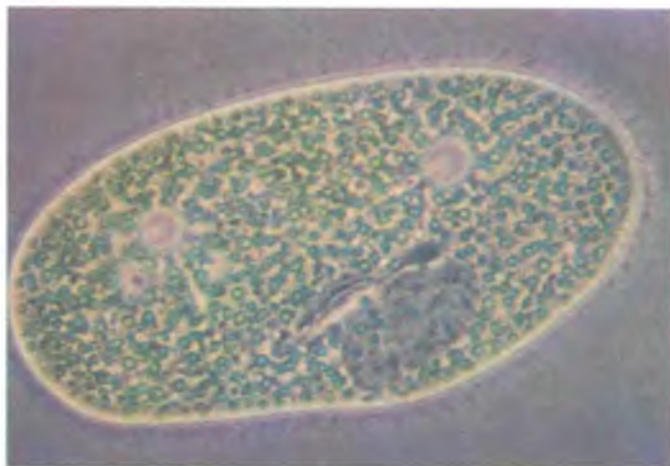


Рис. 3.7. Вверху. Парамеция (*Paramecium bursaria*) – простейшее, покрытое ресничками, имеющими вид бахромы. Зеленые пятнышки – это фотосинтезирующие простейшие, которых она заглотила, но еще не успела переварить. Светлые участки – вакуоли, т.е. полые пузырьки, в которых скапливается вода, подлежащая выделению. Внизу. *Amoeba villosa* – простейшее, образующее временные псевдоподии, используемые для движения и для захватывания пищи. (Biophoto Associates)

морских животных во взрослом состоянии неподвижны, поэтому планктонные личинки, разносимые морскими течениями, способствуют расселению вида. Планктон содержит также мелких подвижных взрослых животных многих видов.



Рис. 3.8. Водоросли, живущие в приливно-отливной зоне, прикрепившись к скалам. Блестящая студенистая оболочка защищает их от высыхания при отливе. При очередном приливе благодаря воздушным пузырям верхушки рас-

тений держатся у поверхности воды, так что фотосинтезирующие клетки получают необходимый им свет. Мелкие белые образования на воздушных пузырях – репродуктивные органы.

3.3. Затонувший лес

Во время отлива обнажаются прибрежные скалы. Здесь обитают некоторые более крупные многоклеточные водоросли – представители царства растений, покрывающие скалы приливно-отливной зоны сверкающим переплетением своих ярко-зеленых, бархатисто-красных и темно-бурых слоевищ.

Этим растениям необходим свет, но вода поглощает его, так что освещенность быстро снижается с глубиной (вспомните, каким мутным выглядит все вокруг, если открыть глаза, нырнув под воду). В глубинах океана царит постоянная темнота. Поэтому большинство крупных водорослей обитает у побережья, плавая в мелких водах или прикрепляясь к скалам, освещаемым солнцем. У самых крупных и наиболее сложно расчлененных бурых водорослей имеются ризоиды – образования, напоминающие корни, при помощи которых они прикрепляются к скалам, и воздушные пузыри, удерживающие фотосинтезирующие пластинки на поверхности воды (рис. 3.8). Водоросли, обитающие в приливно-отливной зоне, ежедневно часть суток проводят вне воды; многие из них покрыты студенистым веществом, которое замедляет испарение содержащейся в них воды и тем самым предохраняет их от высыхания.

Многоклеточные водоросли служат пищей многим животным. Водоросли обладают высокой пищевой ценностью, так как они накапливают большие количества азота, калия и йода; они издавна служат пищей для людей и кормом для животных. Выделяемый из крупных бурых водорослей альгинат использует-

ся при изготовлении мороженого для придания ему большей гомогенности и для предотвращения образования кристалликов льда. Из водоросли, известной под названием ирландского мха, получают каррагенан, используемый в кондитерской промышленности. Из других водорослей выделяют агар, широко применяемый в качестве основы для студенистых питательных сред, используемых в лабораториях для выращивания бактерий и грибов.

3.4. Одноклеточность или многоклеточность?

Мы склонны рассматривать увеличение размеров и сложности, как «шаг вперед» по сравнению с прежними меньшими размерами и простотой. Но на самом деле одноклеточные организмы обладают рядом преимуществ по сравнению с более крупными. Одиночная клетка может, например, жить в очень небольшом пространстве, и ей требуется совсем немного пищи для того, чтобы достигнуть размеров, достаточных для размножения.

Однако во многих случаях выгодны крупные размеры. Когда все организмы были мелкими и одноклеточными, любой из них, достигнув таких размеров, при которых он мог начать поедать своих ближних, жил припеваючи. Однако одиночная клетка не может до бесконечности увеличиваться в размерах. В конце концов ее центральная часть окажется слишком далеко от внешней среды, и не сможет быстро получать необходимые питательные вещества. Крупные организмы построены из множества мелких клеток, и между этими клетками наблюдается разделение труда. Различные клетки специализируются для выполнения одной или нескольких из перечисленных в табл. 3.1 основных функций. Клетки крупных водорослей, например, могут специализироваться для выполнения таких функций: прикрепление к субстрату, фотосинтез, т.е. образование питательных веществ, образование воздушных пузырей или проведение питательных веществ вниз, к ризоидам; наконец, некоторые клетки специализируются для размножения.

Если перейти от водорослей к морским животным, то окажется, что самые простые из них имеют небольшие размеры, при которых все их клетки расположены достаточно близко к водной среде, доставляющей им пищу и удаляющей продукты распада. В процессе эволюции многие животные становились крупнее и клетки, образующие внутренние части их организма, все больше и больше удалялись от внешней среды. Животные, у которых возникли способы доставки этим клеткам питательных веществ и кислорода и выведения наружу продуктов распада, получили возможность увеличивать свои размеры, а формы, не имеющие таких систем, должны были оставаться маленькими.

Таблица 3.1. Основные функции, которые должен выполнять каждый организм¹⁾

Получение питательных веществ или их синтез
Газообмен
Удаление продуктов распада
Перенос питательных веществ, газов и т.п. в организме
Восприятие внешних раздражений
Расселение (перемещение, распространение семян или личинок)
Опора и защита
Координация всех функций (нервная система, гормоны и т.п.)
Размножение

¹⁾ Обычно каждая отдельная клетка сама выполняет для себя все эти основные функции, однако в многоклеточных организмах каждая клетка, кроме того, специализирована к выполнению одной из этих функций для всего организма.

Таблица 3.2. Главные группы беспозвоночных

Русское название	Латинское название	Характеристика
Губки	Porifera	Просто организованные животные, часто с бесформенным телом, пронизанным каналами, по которым циркулирует вода; прикреплены к субстрату; по большей части морские формы
Кишечнополостные	Coelenterata (= Cnidaria)	Сидячие или свободноплавающие формы; радиально-осевая симметрия; рот окружен щупальцами, которые снабжены стрекательными клетками; гастрально-циркуляторная полость; одиночные или колониальные; по большей части морские формы
Плоские черви	Plathelminthes	Свободноживущие или паразитические формы; двусторонняя симметрия; по большей части водные (морские и пресноводные). Планарии, ленточные черви, сосальщики
Круглые черви	Nemathelminthes	Свободноживущие или паразитические формы; ротовое и анальное отверстия; полость тела заполнена жидкостью; обитают в морях, пресных водах и во влажной почве
Кольчатые черви	Annelides	Тело сегментировано; имеются целом, заполненный жидкостью, и циркуляторная (кровеносная) система (за исключением пиявок); морские, наземные и пресноводные формы
Моллюски	Mollusca	Мягкое тело, часто покрытое известковой раковиной; обычно имеется мускулистая нога; морские, пресноводные, наземные формы Мидии, устрицы, беззубки, блюдечки, улитки, слизни, кальмары, осьминоги и т. п.
Членистоногие	Arthropoda	Сегментированное тело с наружным скелетом и членистыми конечностями; морские, пресноводные и наземные формы Лангусты, раки, крабы, морские утки, креветки, многоножки, насекомые, пауки и др.
Иглокожие	Echinodermata	Пятилучевая симметрия; тело покрыто иглами; имеется амбулакральная система; морские формы Морские звезды, морские ежи, голотурии, офиуры, морские лилии

3.5. Морские организмы, не имеющие позвоночника

Животных, лишенных позвоночника, называют *беспозвоночными*. Многочисленные группы беспозвоночных отличаются большим разнообразием в отношении размеров и сложности строения (табл. 3.2).

Губки. Самые простые из многоклеточных животных – губки – столь неподвижны, что древние греки считали их растениями. Но в отличие от большинства растений у губок некоторые клетки снабжены жгутиками, и, кроме того, у губок имеются крошечные подвижные личинки.



Рис. 3.9. Губки. Слева. Схема продольного разреза, на которой виден основной план строения губки. Стрелками показано направление токов воды, перегоняемой через тело биением жгутиков. Жгутики изображены в виде черной бахромы, выстилающей полость тела. Справа. Колония губок. Многочисленные цилиндрические особи впитывают воду через поры в стенках тела, а выбрасывают ее наружу через крупное отверстие, изображенное в центре. (Steven Webster)



Рис. 3.10. Актиния – морской анемон (кишечно-полостное). Обратите внимание на щупальцы, окружающие ротовое отверстие, и на мягкое мускулистое тело, которое в данном случае прикреплено к скале. (Biophoto Associates)

По форме губка несколько напоминает вазу с пористыми стенками. Клетки, снабженные жгутиками, расположены на внутренней поверхности стенок (рис. 3.9). По типу питания губки относятся к *фильтраторам*: пропуская через себя большие объемы воды, они отсеживают из нее пищу. Биение жгутиков прогоняет воду через поры в стенке тела, и клетки, находящиеся на внутренней поверхности губки, захватывают и переваривают частицы пищи, попавшие вместе с водой, в том числе и мелкие организмы. Вода выходит наружу через большое отверстие в верхней части животного. Такой способ питания возможен только в достаточно чистых водоемах; губки не могут жить в воде, загрязненной разного рода остатками, так как их поры при этом забиваются.

«Настоящие» («греческие») губки, используемые при купании – это на самом деле скелеты губок, состоящие из эластичного белка; окружавшие скелет живые

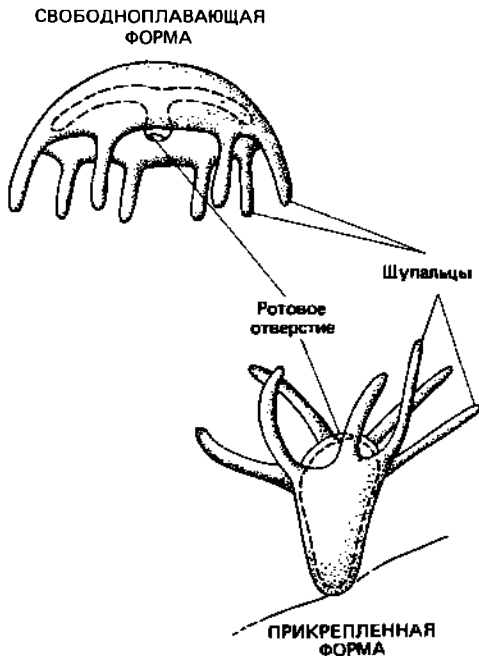


Рис. 3.11. Два варианта общего плана строения тела, наблюдаемые у кишечнополостных (книдарий), по существу одинаковы, различаясь лишь в том, что одни формы свободно плавают в воде, а другие ведут сидячий образ жизни, прикрепившись к субстрату. У тех и у других имеются щупальцы, окружающие ротовое отверстие. Не имеющая выходного отверстия пищеварительная полость (показана синим) одновременно служит циркуляторной системой.

клетки высохли и разрушились. У других губок скелеты жесткие и колючие, либо известковые, либо кремниевые.

Кишечнополостные, или книдарии. Самые простые организмы, которые мы без колебаний отнесем к животным, это представители кишечнополостных. К ним принадлежат почти прозрачные медузы (ожоги некоторых из них доставляют много неприятностей пловцам), а также коралловые полипы и актинии (рис. 3.10).

Все эти просто организованные животные построены по одному и тому же основному плану: кольцо щупалец окружает рот (устыичное отверстие) – единственное отверстие, ведущее в парастральную полость, служащую одновременно и циркуляторной системой. Этот основной план строения тела встречается в двух вариантах: один вариант – сидячие формы, прикрепленные к субстрату, а другой – их как бы перевернутые вверх ногами свободноплавающие медузы (рис. 3.11). Коралловые полипы и португальский кораблик (*Physalia*) – примеры колониальных кишечнополостных; они состоят из многих особей, построенных по общему для этой группы плану и объединенных вместе.

Все кишечнополостные – хищники. Окружающие их рот щупальцы снабжены небольшими структурами, с помощью которых животное вводит жертве парализующий ее яд или опутывает ее клейкими нитями. Затем щупальцы заталкивают парализованную и обездвиженную жертву через ротовое отверстие в пищеварительную полость. Непереваренные остатки жертвы выбрасываются через рот наружу.

Для кишечнополостных характерна радиально-осевая симметрия, т.е. животное можно разрезать в нескольких различных направлениях на две половины, зеркально отражающие одна другую (рис. 3.12).

Плоские черви (Plathelminthes). «Червеобразность» – одна из классических моделей природы. Существуют три основные отличающиеся одна от другой

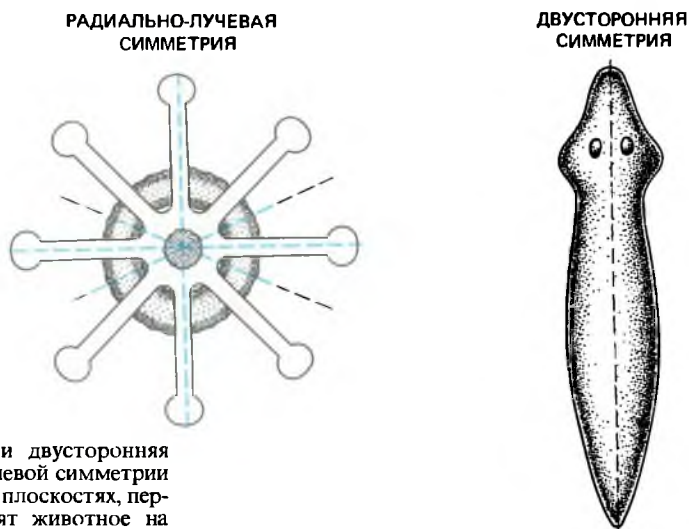


Рис. 3.12. Радиально-лучевая и двусторонняя симметрии. При радиально-лучевой симметрии разрезы, проведенные в разных плоскостях, перпендикулярных странице, делят животное на части, зеркально отражающие одна другую. У двусторонне-симметричного животного имеется только одна плоскость симметрии: синей прерывистой линией показана та единственная плоскость, в которой следует разрезать животное, чтобы получить две зеркально-симметричные половинки.

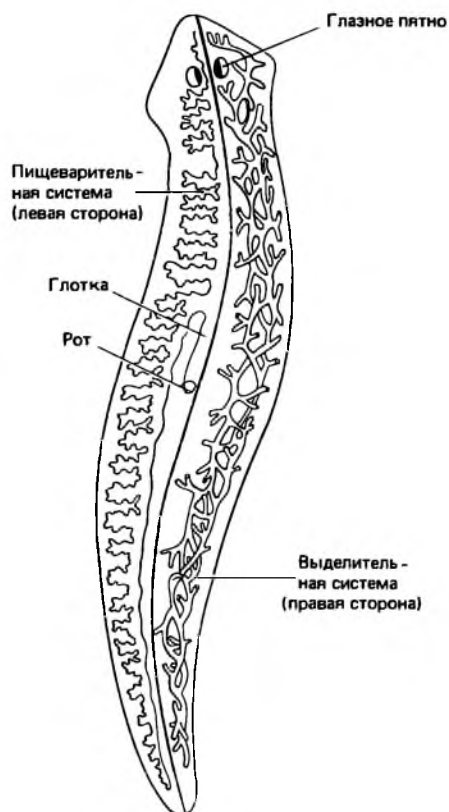


Рис. 3.13. Строение свободноживущего плоского червя – планарии. Пищеварительная и выделительная системы сильно разветвлены и заполняют все тело. Обратите внимание на то, что ротовое отверстие находится не на переднем конце тела. Глотка представляет собой мышечную трубку, которая выступает наружу, когда червь кормится.

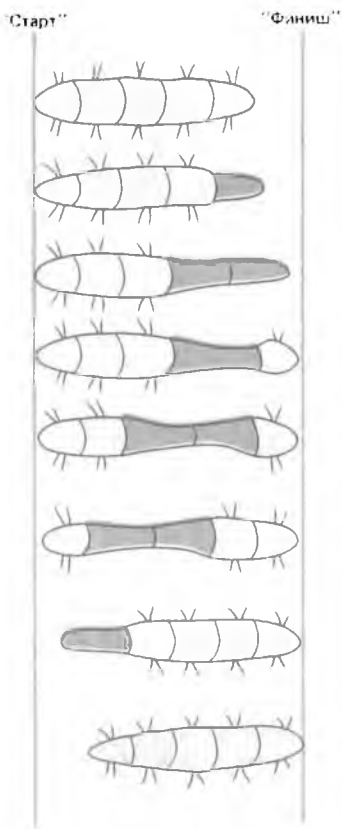


Рис. 3.14. Передвижение кольчатого червя. Каждый сегмент представляет собой замкнутый мешок, наполненный жидкостью; в стенках мешка имеется два набора мышц, попеременное сокращение которых вызывает укорочение или удлинение данного сегмента. Когда сегмент укорачивается и утолщается, покрывающие его щетинки цепляются за субстрат, удерживая животное на месте. Каждый сегмент поочередно сжимается, становясь длинным и тонким и вытягиваясь вперед (показано синим). В результате такого последовательного сокращения сегментов червь продвигается вперед.

группы червей, а также еще несколько групп, о которых мы здесь говорить не будем. Черви обладают *двусторонней симметрией*, т.е., только разрезав их в одной определенной плоскости, можно получить половины, зеркально отражающие одна другую; у них четко выражены правая и левая стороны, верхняя и нижняя поверхности и передний и задний концы тела (рис. 3.12). При двусторонней симметрии тело обладает ясно выраженной осью, что сочетается с эволюцией обтекаемой формы и эффективной локомоции. Нервная ткань и органы чувств (органы, реагирующие на такие раздражители, как свет, химические вещества и звук) сконцентрированы на головном конце тела, что дает животному возможность обследовать данный участок, прежде чем переместиться туда.

Плоские черви – по большей части морские животные, однако наиболее хорошо известные нам формы – планарии – живут главным образом в пресной воде. Паразитические сосальщики и ленточные черви также относятся к плоским червям (см. очерк о паразитах, помещенный в конце этой главы). Плоские черви – первые представители животного мира, обладающие двусторонней симметрией; у них имеются также выделительная система (рис. 3.13) и хорошо развитые слои мышц.

Круглые черви. Круглых червей мы видим редко, хотя они вездесущи: их можно найти в иле на морском дне, в только что пойманной рыбе, в рвотной массе щенка или котенка и в садовой почве (см. рис. 3.19). По сравнению с плоскими круглые черви продвинулись вперед в двух отношениях. Во-первых, у них

Рис. 3.15. Этот морской кольчатый червь живет в трубке. Он добывает пищу, отфильтровывая ее из воды при помощи щупалец. (Biophoto Associates)



между пищеварительным трактом и стенкой тела имеется пространство, заполненное жидкостью. Благодаря этому движения пищеварительного тракта становятся независимыми от движений других органов. Во-вторых, у них имеется анальное отверстие. Наличие отдельных «входа» и «выхода» превращает прежний пищеварительный мешок в пищеварительную трубку, а эта трубка получает возможность развиваться в эффективную «демонтакную линию», разные отделы которой специализируются для выполнения последовательных этапов расщепления и всасывания пищи.

Кольчатые черви (Annelides). На илистом морском берегу можно встретить рыбака, неистово копающего землю в поисках пескожила, который с поразительной быстротой зарывается в ил. Это достигается за счет того, что его тело построено из многочисленных одинаковых сегментов, каждый из которых наполнен жидкостью и отделен от соседних сегментов перегородками. Благодаря сокращению находящихся в стенках каждого сегмента мышечных волокон он может попеременно становиться то длинным и тонким, то коротким и толстым, по мере того как червь ползет или роет (рис. 3.14).

Большинство кольчатых червей живет на дне моря, ползая среди осадочного материала и устраивая себе жилища в виде трубок или нор (рис. 3.15). Однако

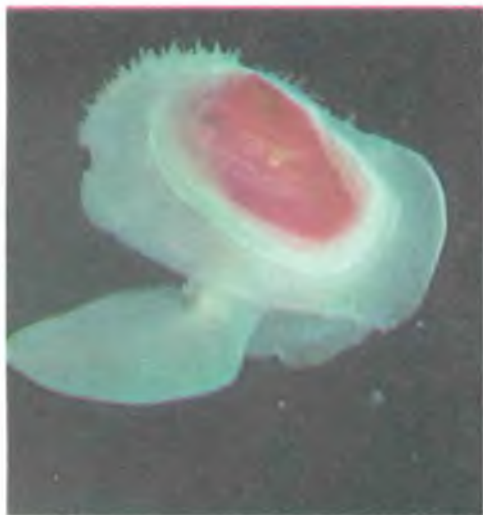


Рис. 3.16. Моллюски. Слева. Этот двустворчатый моллюск – обитатель моря; для плавания он использует две мантийные складки и ногу (свисающую вниз), работая ими как веслами. Справа. Голожаберный морской брюхоногий моллюск, не имеющий раковины. (Головной конец тела – справа.) (Biophoto Associates, N. H. P. A.)

некоторые из них активно плавают, составляя часть планктона. К числу кольчатых червей относятся также живущие на суше дождевые черви и пиявки, обитающие главным образом в пресной воде.

Кольчатые черви – первые из рассмотренных нами животных, имеющие систему кровообращения и пульсирующие «сердца», которые на самом деле представляют собой крупные кровеносные сосуды с толстыми стенками. Развитие системы кровообращения стало возможным после возникновения *целома* – заполненной жидкостью полости, расположенной между пищеварительным трактом и мускулистой стенкой тела. Благодаря наличию целома внутренние органы могут двигаться независимо друг от друга и от стенки тела. (Сходное пространство, имеющееся у круглых червей, не есть настоящий целом.)

Моллюски (Mollusca). Морское дно прибрежной полосы кишит моллюсками – улитками, блюдечками, гребешками, песчаными ракушками, мидиями, перловицами и их родичами. У моллюска мягкое тело с мускулистой ногой, служащей органом движения. Большинство моллюсков имеет раковины, которые служат защитным наружным скелетом. У мидий, перлов и устриц раковина двустворчатая и снабжена замком, у кальмаров она редуцирована до рогового листка, лежащего под мягкими тканями на спинной стороне тела, т. е. превратилась во внутреннюю раковину, а у осьминогов и слизней вообще утрачена (рис. 3.16).

Раковина моллюсков – важный шаг вперед. Некоторые черви и некоторые кишечнополостные, в особенности коралловые полипы, строят вокруг тела твердые защитные трубки, но эти трубки прикреплены к субстрату. Некоторые моллюски также прочно прикрепляют свои раковины к субстрату, но большинство из них может перемещаться, хотя медленно и неуклюже, потому что раковины у них тяжелые. Мидии, обитающие в приливно-отливной зоне, а также улитки и блюдечки, питающиеся водорослями, покрывающими прибрежные скалы, могут при отливе захлопывать раковины или прижимать их отверстиями к скале; это препятствует высыханию, давая моллюску возможность дожить до следующего прилива.



Рис. 3.17. Представитель членистоногих – краб, обладающий типичными признаками этой группы (типа), в частности наружным скелетом и членистыми конечностями. (William Camp)

Большая часть моллюсков, обитающих в воде, дышит жабрами. Жабры имеют большую поверхность, через которую содержащийся в воде кислород поступает в жидкости тела.

Мидии, устрицы и большинство песчаных ракушек – фильтраторы; жабры служат им не только для дыхания, но и для отсеживания из воды частиц пищи. Улитки по большей части питаются растительной пищей, используя свой жесткий язык в качестве скребка. Некоторые улитки поедают других моллюсков, а кальмары и осьминоги – рыб и других активно движущихся животных.

Членистоногие (Arthropoda). Характерная черта членистоногих – наличие сегментированного наружного скелета. Среди хорошо известных морских форм можно назвать раков, крабов, креветок и морских желудей. Элементы панциря членистоногого, напоминающие рыцарские доспехи, соединены между собой таким образом, что он может сгибаться в местах сочленения, обеспечивая животному достаточную гибкость. Кроме того, наружный скелет членистоногих состоит из легкого материала, так что он менее обременителен, чем раковина моллюсков. Наружный скелет не способен расти и расширяться, поэтому членистоногим по мере роста приходится линять, т. е. сбрасывать его. Многие членистоногие развиваются из личинки, которая с каждой линькой становится все больше похожей на взрослую особь.

Биологи полагают, что первоначально тело членистоногих было очень похоже на тело кольчатых червей, каждый сегмент которого был снабжен парой членистых придатков. В процессе эволюции некоторые из этих придатков превратились в клешни, другие – в ходильные ноги, третьи – в плавательные пластинки, в антенны и специализированные ротовые части (рис. 3.17). У некоторых форм несколько сегментов слились, образовав голову, брюшко и т. п. Общий план строения членистоногих претерпел очень значительную адаптивную радиацию, выразившуюся в широчайшем разнообразии размеров, формы тела и образа жизни. В настоящее время членистоногие – самая процветающая группа среди животных, превосходящая все другие группы как по абсолютной численности, так и по числу видов.

Иглокожие (Echinodermata). Среди камней и водорослей в лужах приливно-отливной зоны всегда можно увидеть морских звезд, офиур, морских ежей, а иногда и голотурий; все они относятся к группе иглокожих. Эти животные,



Рис. 3.18. Иголокожие. *Вверху.* Морской еж; виден колючий скелет и тонкие, почти прозрачные полые ножки, типичные для этой группы. *Внизу.* Морская звезда с пятилучевой симметрией, характерной для большинства иголокожих. Белые структуры, прикрепленные к субстрату, – морские желуди (членистоногие). (А – Biophoto Associates; Б – William Camp)

имеющие форму звезды, подушечки для булавок или дряблой сосиски, могли бы быть персонажами научно-фантастических повестей (рис. 3.18). У большинства иголокожих имеются курьезные полые ножки с присосками на концах (амбулакральные ножки), которые используются для передвижения; многие морские звезды при помощи присосок вскрывают раковины двустворчатых моллюсков, которыми они питаются. Рот обычно расположен у них на нижней поверхности тела и снабжен крепкими зубами, которыми морские ежи соскребают со скал водоросли.

Для большинства иголокожих типична *5-лучевая симметрия*; число лучей и других структур, располагающихся вокруг центрального диска, чаще всего равно у них пяти. В первый момент нам, вероятно, показалось бы, что на филогенетическом древе этим медлительным животным с их лучевой симметрией следует отвести место поблизости от кишечнополостных. Однако ранние стадии их

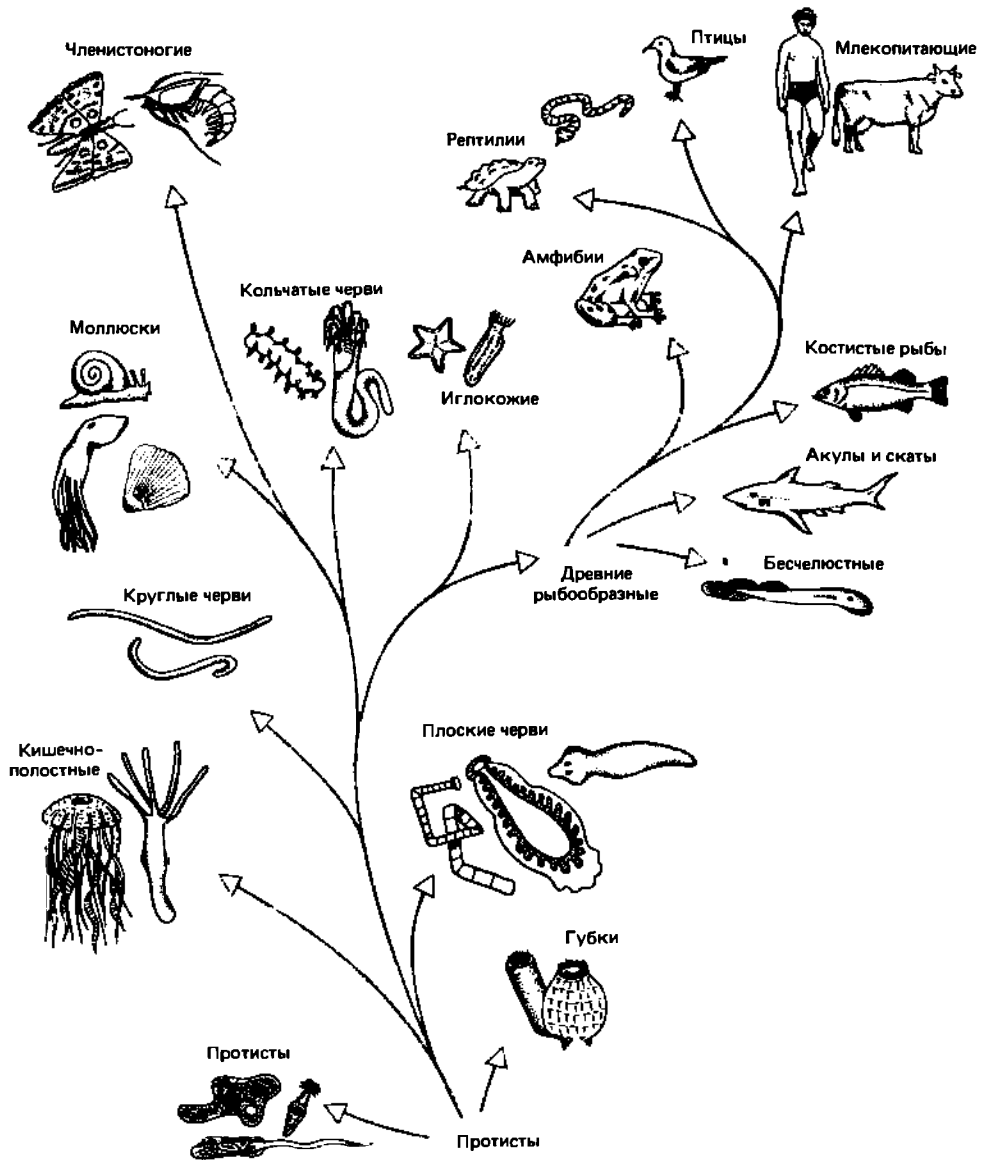


Рис. 3.19. Филогенетическое древо животного мира, построенное в соответствии с эволюционной теорией. Палеонтологическая летопись содержит мало сведений о родственных связях между представленными здесь группами, потому что первые беспозвоночные, лишенные твердых

структур, плохо сохранились. Теория, отраженная в этой схеме, создана главным образом на основе данных о строении и зародышевом развитии современных животных. Близкородственные животные обычно характеризуются сходным зародышевым развитием.

зародышевого развития сходны с ранними стадиями зародышевого развития позвоночных (животных, имеющих позвоночник; к ним принадлежит и человек), что указывает на их родство с животными, которых мы считаем эволюционно наиболее продвинутыми.

Таблица 3.3. Основные группы позвоночных

Бесчелюстные	Рыбообразные позвоночные, не имеющие настоящих челюстей и парных плавников; имеются непарные спинные и хвостовой плавники. Миксины и миноги
Хрящевые рыбы	Рыбы с хрящевым скелетом; хвостовой плавник обычно асимметричный; жаберные отверстия разделены. Акулы и скаты
Костные рыбы	Рыбы с костным скелетом; все жаберные щели прикрыты одной общей жаберной крышкой; хвостовой плавник обычно симметричный; у многих форм имеется плавательный пузырь; морские и пресноводные. Представители: сельдь, форель, осетр, угорь, морской конек
Амфибии	Четырехногие животные, откладывающие яйца без скорлупы; дыхание легочное и кожное; чешуи нет. Саламандры, тритоны, лягушки и жабы
Рептилии	Животные, откладывающие яйца, одетые скорлупой; кожа покрыта чешуей. Змеи, ящерицы, черепахи сухопутные и морские, крокодилы, аллигаторы
Птицы	Животные, покрытые перьями и характеризующиеся высокой температурой тела; большинство видов обладает более чем одним способом передвижения; передние конечности обычно превращены в крылья. Представители: воробьи, пингвины, страусы
Млекопитающие	Животные, выкармливающие детенышей молоком, которое выделяют молочные железы; детеныши обычно развиваются в организме матери до рождения; в большинстве случаев покрыты шерстью

3.6. Морские позвоночные

Позвоночные животные характеризуются наличием спинного хребта (позвоночника) – длинного ряда позвонков, образующих ось тела. У большинства позвонков имеются отростки, к которым прикрепляются мышцы. Если снять с рыбы кожу, то можно увидеть эти мышцы, расположенные в виде аккуратных гладких блоков; это те части рыбы, которые мы едим. Большое количество мышц и гибкость позвоночника дают рыбе возможность плыть, изгибая тело из стороны в сторону, так что оно выглядит как S-образная кривая. Рыба может плыть в любом направлении, даже против волн и против течений, которые увлекают с собой большинство беспозвоночных, способных противостоять течению лишь в том случае, если они прочно прикреплены к субстрату.

Бесчелюстные. Первыми позвоночными были бесчелюстные; в настоящее время они представлены только миксинами и миногами (рис. 3.20). Миноги хорошо знакомы обитателям края Великих озер как наружные паразиты, нападающие на рыб, употребляемых в пищу и служащих объектами спортивного рыболовства. Они прикрепляются к жертве при помощи рта, похожего на присоску, и внедряются в ее тело, используя язык в качестве скребка.

Хрящевые рыбы. В прибрежных водах ловится небольшая собачья акула, часто используемая для вскрытий на занятиях по анатомии. Вытаскивая ее из воды, можно заметить типичный для акул ряд жаберных щелей, расположенных позади головы по обе стороны тела, и ощутить на коже грубую чешую. Чешуя акулы представляет собой уменьшенный вариант страшных острых зубов, находящихся у нее во рту. У акул имеются также челюсти – эволюционное новшество, превратившее их в очень эффективных хищников. Помимо непарных хвостового и спинных плавников, характерных для бесчелюстных, у акул имеются еще две пары плавников (рис. 3.21); у них хорошо развиты органы обоняния



Рис. 3.20. Взрослая минога, прикрепившаяся к скале ртом, имеющим форму присоски. Обратите внимание на наружные жаберные щели и непарные плавники. (Carolina Biological Supply Company)

и рецепторы, воспринимающие давление воды; акулы способны также воспринимать электрические импульсы, исходящие от других животных, находящихся в воде.

Вскрыв представителя бесчелюстных или акулу, вы обнаружите, что их скелет состоит из хряща – плотного, но гибкого вещества, подобного тому, который образует кончик вашего носа. У других позвоночных главные элементы скелета состоят из кости.

Вскрыв желудок акулы, можно выяснить, что она ела. В желудке крупной акулы, убитой в Адриатическом море, было найдено два плаща, часть лошадиной туши, номерной знак от автомобиля и кусок веревки. В желудке собачьей



Рис. 3.21. Акула – представитель хрящевых рыб. (Paul Feeny)

акулы чаще всего можно обнаружить мелких членистоногих и рыбу.

Другие хрящевые рыбы, близко родственные акулам, – это скаты, уплощенные придонные хищники, охотящиеся на беспозвоночных.

Костные рыбы. Большинство рыб имеет костный скелет. Костных рыб можно распознать, не прибегая к вскрытию: жабры у них расположены на обеих сторонах головы и прикрыты на каждой стороне общей крышкой, имеющей одно отверстие на заднем конце; это отличает их от хрящевых рыб, у которых по бокам головы имеется по несколько жаберных щелей. Чешуи у костных рыб по большей части плоские, и многие костные рыбы плавают при помощи одного хвоста, не изгибая все тело, как это делают акулы. У многих костных рыб имеется также заполненный газом *плавательный пузырь*, при помощи которого рыба изменяет плавучесть и может подниматься в верхние или опускаться в более глубокие слои воды; у акул плавательного пузыря нет и плавучесть обеспечивается у них отложениями жира в крупной печени.



Рис. 3.22. Костные рыбы отличаются разнообразием формы и размеров. *Вверху.* Вымпельный щетинкозуб – обитатель кораллового рифа. *Внизу.* Гольян, обладающий наиболее типичной для рыб формой тела. (Biophoto Associates)

Костные рыбы претерпели значительную адаптивную радиацию в морских и пресноводных местообитаниях; их удивительное разнообразие – результат различных эволюционных изменений плана строения позвоночного, чрезвычайно удачного для жизни под водой (рис. 3.22).

3.7. Жизнь на суше

Познакомившись с представителями различных морских групп, мы обратимся теперь к суше и увидим, что некоторые из этих групп дали начало более привычным для нас наземным организмам.

В процессе эволюции морских организмов между ними возникала все более сильная конкуренция: среди растений – за место под солнцем, среди животных – за пищу и за убежища от хищников. Представители многих групп организмов заселяли пресноводные местообитания, однако общая площадь, занимаемая реками и озерами, очень мала, а кроме того, они время от времени пересыхают. Между тем суша, хотя и лишенная почвы, предоставляла известные возможности: для растений здесь было изобилие света и горные породы, образованные из тех минеральных веществ, которые необходимы растениям; ни для растений, ни для животных на суше вначале не было конкуренции.

Однако на суше существовали проблемы, из-за которых она долгое время оставалась необитаемой. Самой главной проблемой было *высыхание*, так как в воздушной среде вода легко испаряется. У наземных организмов развились разного рода водонепроницаемые покровы (рис. 3.23), но при этом возникла новая проблема: водонепроницаемые покровы непроницаемы также и для газов, а между тем всем организмам необходим газообмен с окружающей средой. Как растениям, так и животным кислород требуется для *дыхания*, т. е. для расщепления питательных веществ, в процессе которого высвобождается энергия, необходимая организму. Кроме того, растения и животные должны выводить из организма другой газ – двуокись углерода, образующийся при *дыхании*. Наконец, растениям необходима двуокись углерода для фотосинтеза. У большинства наземных организмов развились внутренние поверхности для газообмена, что позволило ограничить потери воды.

Другое осложнение, сопряженное с жизнью на суше, обусловлено тем, что ввиду разной плотности воздуха и воды, гидростатическая сила, помогающая уравновесить вес животного, в воздухе гораздо меньше, чем в воде. Поэтому организмам, находящимся в воздушной среде, необходимы прочные скелеты, иначе они рухнут на землю в виде бесформенной массы.

Первыми завоевателями суши были, вероятно, растения и животные, жившие в приливно-отливной зоне или же в периодически пересыхавших водоемах, т. е. организмы, уже приспособившиеся к коротким периодам существования вне воды. Когда у таких организмов возникли адаптации, позволяющие им постоянно находиться вне водной среды, они стали действительно независимыми от воды.

Какие адаптации мы могли бы обнаружить у этих первых обитателей суши? Потеря воды организмом снижалась покрывающим тело слоем слизи, задерживающим испарение, подобным слою, имеющемуся у некоторых водорослей и червей. Этим же целям служил наружный скелет, например раковина улитки или панцирь ракообразного. Такие же функции может нести несколько уплотненная чешуя рыб. Известно несколько вымерших и ныне живущих видов рыб, имеющих легкие – внутренние поверхности, используемые для газообмена с окружающим воздухом. При легочном дыхании организм выделяет в воздух меньше водяных паров, чем при жаберном. У рыб, обладающих

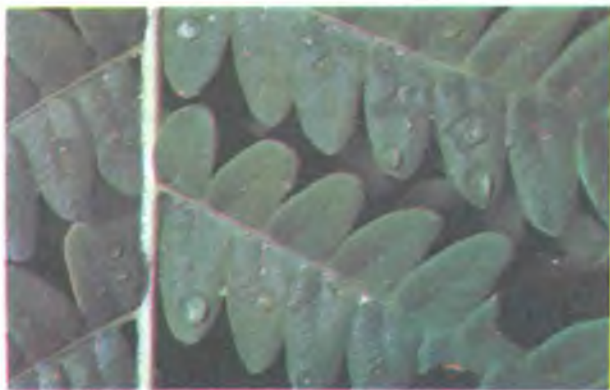


Рис. 3.23. Адаптации к жизни на суше. *Вверху.* Поверхность листа изображенного здесь папоротника непроницаема для воды, поэтому он теряет воду медленнее, чем это могло бы быть. *Внизу.* Голова этой игуаны покрыта чешуями, которые снижают потери воды организмом. Барабанная перепонка (темный овал), глаза и ноздри этой рептилии также устроены иначе, чем у животных, живущих в воде, так что игуана особенно восприимчива к звукам, запахам и свету в воздушной среде.

легкими, плавники часто бывают очень прочными; некоторые рыбы могут даже выходить из воды и перебираться в другие водоемы или добывать себе пищу на суше. Вполне возможно, что какие-то сходные с ними формы были предками позвоночных, населяющих сушу в настоящее время.



Рис. 3.24. Животные, которые на суше могут существовать только во влажных местообитаниях. *Слева.* Наземная улитка, ползущая по листу (Biophoto Associates). *Справа.* Многоножка — членистоногое, местообитания которой ограничены гниющими стволами деревьев и аналогичными сырыми местами.

ка — членистоногое, местообитания которой ограничены гниющими стволами деревьев и аналогичными сырыми местами.

3.8. Наземные животные

Многие группы животных, с которыми мы уже встречались, имеют также представителей, обитающих на суше: плоские черви живут под повалившимися деревьями вблизи ручьев, круглые и кольчатые черви – в почве, улитки и слизни (моллюски) – в низкой растительности, а членистоногие – многоножки и мокрицы – под камнями (рис. 3.24). Однако эти животные обычно проводят день в сырых местах, выходя из укрытий только в прохладное и влажное время – ночью или после дождя. Только две группы животных – позвоночные и членистоногие – имеют представителей, свободно перемещающихся сухим солнечным днем. Поэтому-то мы встречаемся с этими животными чаще всего.

Наземные позвоночные

Амфибии. Амфибии, или земноводные, – это позвоночные, которые проводят разные периоды своей жизни в воде и на суше. К ним относятся лягушки, жабы, саламандры, тритоны и др. Яйцо амфибий покрыто тонкой оболочкой, которая не может защитить его от высыхания, поэтому амфибии откладывают яйца в сырых местах. Обычно они выбирают для этого пруд или болото, но некоторые виды откладывают яйца во влажную сумку, образующуюся



Рис. 3.25. Амфибии – наземные позвоночные, но большинству из них для размножения необходима вода. *Вверху.* Головастики лягушки (Biophoto Associates). *Внизу.* Жаба.

на спине одной из родительских особей, или же вынашивают их во рту или в желудке до вылупления личинок!

Личинка амфибий, или головастик, похожа на рыбу: у нее имеется хвостовой плавник и нет конечностей (рис. 3.25, *вверху*). В процессе роста у личинки появляются конечности, а хвост, если это личинка лягушки или жабы, резорбируется. У большинства амфибий взрослые особи проводят по крайней мере часть времени на суше, во влажной траве или в норах, где им не угрожает высыхание. Легкие у амфибий развиты слабо, и газообмен осуществляется главным образом через тонкую влажную кожу. Большинство амфибий во взрослом состоянии – хищники, поедающие насекомых, других мелких членистоногих, червей и рыб.

Рептилии. Первыми подлинно наземными позвоночными были рептилии, представленные в настоящее время черепахами, ящерицами, змеями и крокодилами (рис. 3.26). Секрет быстрого успеха рептилий заключался в том, что в их яйце, которое они откладывают на суше, развился *амнион*; благодаря этому их размножение перестало зависеть от воды, а зародышам уже не угрожали водные хищники. Амнион – это оболочка, окружающая амниотическую полость – своего рода маленький персональный «прудик», в котором плавает зародыш. Другие зародышевые оболочки служат для накопления продуктов распада и для газообмена с наружным воздухом, происходящего через поры в плотной защитной скорлупе.

Тело рептилий также хорошо приспособлено к жизни на суше. Оно покрыто плотно прилегающими друг к другу водоотталкивающими чешуями. Одновременно с этой преградой потерям воды у них появились хорошо развитые легкие, ставшие теперь единственными поверхностями на которых происходит газообмен. Скелет у рептилий прочный, способный поддерживать вес животного без помощи воды. Ноги расположены у них под телом, а не по бокам, как у амфибий, и пальцы вооружены когтями; эти особенности дают возможность многим рептилиям быстро передвигаться.

Рептилии претерпели широкую адаптивную радиацию. В течение примерно 130 млн. лет на Земле господствовали рептилии, отличавшиеся большим разнообразием – от всем известных динозавров до похожих на китов водных животных и летающих форм величиной с небольшой самолет. Большая часть видов рептилий вымерла примерно 65 млн. лет назад по причинам, которые все еще остаются неясными, несмотря на обилие всевозможных увлекательных теорий.

Рептилии на самом деле не «холоднокровные» животные; у большинства из них температура тела в течение дня довольно высокая. Регуляция температуры тела рептилий происходит главным образом за счет поведения – пребывания на солнце. По этой причине рептилий гораздо больше в областях с теплым климатом. Древние рептилии, которые были способны поддерживать высокую температуру тела, возможно, дали начало птицам и млекопитающим.

Птицы. Большинство биологов убеждено, что птицы произошли от динозавровой ветви древних рептилий (см. рис. 2.1). Взрослые птицы покрыты перьями, которые, по-видимому, возникли из чешуй рептилий. На задних конечностях птиц сохранились чешуя и когти, как у рептилий, а передние конечности утратили когти и превратились в крылья (или иногда, как у пингвинов, в лапы). Две пары конечностей, специализировавшихся по-разному, дают возможность большинству птиц передвигаться по крайней мере двумя разными способами (например, ходьба и полет, или плавание и ходьба), однако неле-



Рис. 3.26. Рептилии. *Вверху слева.* Змея, выплывающая из яйца. (Biophoto Associates, N.H.P.A.) *Вверху справа.* Морская черепаха; ее конечности превращены в ласты, а тело имеет обтекаемую форму. *В середине.* Миссисипский аллигатор, греющийся на солнце. *Внизу.* Ящерица. (William Camp.)



Рис. 3.27. Очень часто у птиц наблюдается сотрудничество между отдельными особями, когда и самка, и самец затрачивают много энергии

на выращивание потомства подобно этим камышевка-барсучкам, кормящим своих птенцов. (Biophoto Associates)

тающие наземные птицы способны только к ходьбе.

Общее строение всех птиц очень сходно, поскольку полет требует, чтобы тело было легким и обтекаемым. Скелет сведен до необходимого минимума: массивные зубы рептилий заменил легкий роговой клюв; наполненные воздухом (пневматические) полые кости уменьшают вес тела; кости, которыми ноги и крылья причленяются к остальному скелету, и отделы позвоночника, расположенные между ногами и крыльями не двигаются независимо друг от друга, а сращены в одну упругую систему, способную воспринимать нагрузки при взлете и посадке. Перьевой покров придает телу обтекаемость, а хвост служит рулем. Система воздушных мешков создает дополнительную подъемную силу и увеличивает эффективность газообмена при прохождении воздуха через легкие.

Скорлупа птичьих яиц тверже, чем скорлупа яиц рептилий; родители обычно насиживают яйца, а затем согревают птенцов своим теплом до тех пор, пока у них не разовьются изолирующая жировая прослойка и перья, необходимые для сохранения тепла в организме. Для «семейной жизни» многих птиц характерны чрезвычайно сложные брачные ритуалы, гнездостроение и забота о яйцах и птенцах (рис. 3.27).

Млекопитающие. Другая группа наземных позвоночных, произошедших от рептилий, — это млекопитающие. Подобно птицам, млекопитающие — теплокровные животные, но они сберегают тепло с помощью шерстного покрова, а не перьев. Одна ветвь ранних млекопитающих откладывала яйца, подобно рептилиям, но до наших дней сохранились лишь два яйцекладущих млекопитающих — ехидна и утконос. Другие современные млекопитающие вынашивают детенышей в материнской утробе, где они защищены от холода и от хищников и куда кровеносная система матери доставляет воду, пищу и кислород, а также удаляет продукты распада. После рождения (или вылупления) детеныши сосут молоко, выделяемое молочными железами матери. Самка может также обучать своих потомков некоторым навыкам, например добыванию пищи и рытью нор; иногда в этом ей помогает самец.

Эти особенности заботы о потомстве — одна из причин успеха млекопитающих. Другая причина — теплокровность, благодаря которой животное может быстро передвигаться при любой погоде, так что у него больше шансов добыть пищу или избежать хищников. Третья причина — развитие у первых млекопитающих скелета, обеспечивающего быстроту и силу — качеств, благодаря которым они стали эффективными хищниками. Конечности у них расположены под туловищем и состоят из прочных костей, соединенных при помощи суставов. Мышцы, движущие задние конечности прикрепляются не к хвосту, как у рептилий, а к тазовому поясу, так что хвост стал более легким и менее громоздким. Мощные челюсти образованы меньшим числом костей, чем у рептилий, а поэтому число сочленений, которые могут быть повреждены при расправе с жертвой, также меньше. У млекопитающих произошла дифференцировка и специализация зубов: спереди резцы для отделения кусочков пищи; за ними заостренные клыки — для схватывания и разрывания добычи и далее коренные зубы, которыми животное перемалывает пищу, прежде чем ее проглотить.

Первые млекопитающие были хищниками (они охотились главным образом на насекомых), однако план их строения оказался весьма гибким, и среди них появилось немало растительноядных форм (рис. 3.28). Млекопитающие заселили самые разнообразные местообитания — от пустынь до океанов, от пышащих жаром джунглей до ледяных торосов.

Таблица 3.4. Основные группы млекопитающих

Однопроходные	Яйцекладущие млекопитающие — утконос и ехидна
Сумчатые	Млекопитающие, вынашивающие детенышей в специальных сумках. Примеры: опоссум, кенгуру, коала
Насекомоядные	Мелкие млекопитающие, питающиеся насекомыми. Примеры: кроты, землеройки
Рукокрылые	Летучие мыши
Приматы	Лемуры, обезьяны, человек
Неполнозубые	Ленивцы, муравьеды, броненосцы
Зайцеобразные	Кролики, зайцы, пищухи
Грызуны	Мыши, крысы, полевки, бобры, динобразы, морские свинки, хомяки, тушканчики
Китообразные	Киты, дельфины, морские свиньи
Хищные	Собаки, кошки, гиены, медведи, барсуки, куницы, панды, енот, скунс, мангусты и др.
Ластоногие	Тюлени, морские львы, моржи
Хоботные	Слоны
Непарнокопытные	Лошади, зебры, ослы, тапиры, носороги
Парнокопытные	Свиньи, бегемоты, верблюды, олени, жирафы, буйволы, быки, газели, козы, ламы, антилопы, бараны



Рис. 3.28. Млекопитающие. *Вверху слева.* Овца с ягненок; эта фотография демонстрирует типичные черты млекопитающих -- шерстный покров и выкармливание детеныша молоком. *Вверху справа.* Енота относят к хищным млекопитающим, хотя пища его весьма разнообразна. *Внизу слева.* Бурундук -- представитель процветающей группы грызунов. *Внизу справа.* Афалина -- млекопитающее, обитающее в воде. (Paul Feeny.)

Насекомые. Другая группа животных, представители которой успешно адаптировались к жизни на суше,—это членистоногие, в особенности насекомые и в меньшей степени пауки. Из примерно миллиона разных видов насекомых почти все ведут исключительно наземный образ жизни. Несмотря на то что человек воюет с насекомыми уже в течение нескольких тысячелетий, успехи его невелики. Фактически сейчас многие пришли к выводу, что эта борьба обречена на неудачу и что насекомым суждено завладеть земным шаром.

Успех насекомых обусловлен многими факторами. Типичный для членистоногих наружный скелет стал у них непроницаем для воды, что задерживает потерю влаги. Кроме того, насекомые могут выдержать более сильное обезвоживание, чем большинство других животных. Небольшие размеры позволяют насекомым довольствоваться малым количеством пищи и укрываться от врагов в небольших щелях, на нижней поверхности листьев, в шерстном покрове млекопитающего или внутри семени. У большинства взрослых насекомых есть крылья, так что они могут перелетать на новые источники пищи. Наконец, насекомые усиленно размножаются; яйца насекомых противостоят высыханию, молодые особи быстро развиваются, достигая за короткий срок размеров взрослого насекомого. В общем насекомые—группа весьма внушительная!

Человек не может обойтись без насекомых, поскольку они опыляют многие полезные для него растения, в особенности плодовые культуры; кроме того, они дают нам такие полезные продукты, как мед, шелк и шеллак. Многие насекомые поедают насекомых-вредителей (рис. 3.29). В ряде случаев человек специально выращивает большое число таких насекомых-союзников, которые помогают ему бороться с другими насекомыми, сорняками или улитками.

Однако чаще человек и насекомые бывают противниками. Насекомые непосредственно нападают на человека, жалят его и кусают. Кровососущие насекомые переносят многие болезни: малярия, желтая лихорадка и сонная болезнь ежегодно поражают несколько миллионов людей. Насекомые переносят также болезни растений, такие, как голландская болезнь вяза и многие ви-



Рис. 3.29. Богомол, подкрадывающийся к другим насекомым, сливается с растительностью. (William Saïmp)



Рис. 3.30. Насекомые-вредители. Слева. Цикада, высасывающая соки из цветочных или овощных культур. (William Camp). Справа. Эта

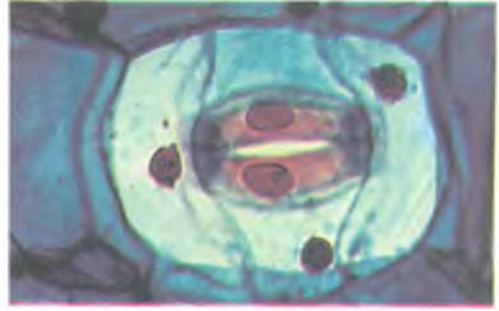
гусеница поедает листья моркови, салата, петрушки и родственных им растений (Paul Feeny).

русные болезни культурных растений. Возможно, однако, что главный ущерб от насекомых связан с тем, что они наносят вред пищевым культурам и другим растениям, представляющим ценность для человека (рис. 3.30). По имеющимся оценкам в 1975 г. непарный шелкопряд, медведицы, южный сосновый лубоед и гусеница-листовертка елового почкоеда только в США погубили такое количество деревьев, которого хватило бы на постройку почти миллиона домов. В период с 1980 по 1982 г. огромные популяции крошечных (длиной 5 мм) лубоедов горной сосны уничтожали по 13 млн. деревьев в год, сократив на 10% леса в национальных парках Йеллоустонском и Глейшер. Насекомые уничтожают также до 10% всех посевов в США. Во многих тропических странах урожаи страдают от насекомых даже еще больше, поскольку в жарком климате насекомые развиваются и размножаются быстрее. В Кении по официальным данным насекомые уничтожают 75% всех посевов. Стая саранчи в Африке может растянуться на 1500 м, достигая 30 м в толщину; она дочиста съедает на своем пути все растения, оставляя за собой сотни квадратных километров опустошенной местности. Поскольку даже новейшие инсектициды мало помогли решению этой проблемы, в обозримом будущем насекомые-вредители, очевидно, будут продолжать наносить большой ущерб человеку.

3.9. Наземные растения

Растения, которые мы видим вокруг себя, также хорошо приспособлены к жизни на суше. У наземных растений разделение труда между клетками выражено отчетливее, чем у водорослей. Это связано с тем, что необходимые наземному растению ресурсы разобщены: солнечный свет, кислород и двуокись углерода находятся над землей, а вода и минеральные вещества – под ней. Фотосинтезирующие клетки, находящиеся в надземных частях растения, синтезируют необходимую растению пищу, тогда как подземные части обеспечивают его водой и минеральными веществами. У большинства наземных растений имеются *проводящие ткани* – транспортная система, быстро переносящая воду и питательные вещества из одной части растения в другую; хорошо знакомым примером служат жилки листа. Проводящим тканям придает проч-

Рис. 3.31. Поверхность листа наземного растения. Белая щель в середине – устьице, которое открывается или закрывается в результате активности двух расположенных над и под ним розовых клеток, похожих на губы. Размеры устьица определяют количество водяных паров и газов, поступающих в лист и выделяющихся из него. (Carolina Biological Supply Company)



ность специальный укрепляющий материал, так что сосудистое растение можно сравнить со зданием, которое отчасти поддерживается водопроводными и канализационными трубами. Водонепроницаемая восковидная кутикула покрывает все наземные части растения, задерживая испарение воды. Многочисленные мельчайшие поры – устьица, имеющиеся на листьях и на стеблях, обеспечивают поступление и выделение двуокиси углерода и кислорода, но задерживают выделение водяных паров (рис. 3.31).

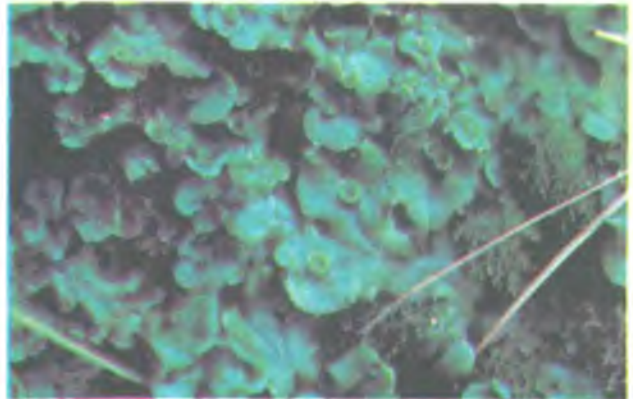


Рис. 3.32. Наземные растения, не имеющие проводящих тканей. *Вверху.* Подушка мха. Коробочки, расположенные на кончиках стебельков, содержат споры – распространяющиеся по воздуху репродуктивные клетки, из которых вырастают новые растения мха. *Внизу.* Печеночник. Маленькие чашечки – это органы бесполого размножения (William Camp).



Рис. 3.33. Папоротники. *Вверху.* Чистоуст величайший в северном лесу. Две коричневые структуры, выступающие вверх в центре рисунка, – листья, специализированные для размножения; на них образуются споры. *Внизу.* Циатея древовидная, растущая в тропиках.



Мхи и печеночники. Самые простые наземные растения – это мхи и печеночники (рис. 3.32). Короткие нитевидные структуры, напоминающие маленькие корешки, прикрепляют растение к субстрату и поглощают воду, но поскольку у этих растений отсутствуют проводящие ткани, транспорт воды осуществляется по другим частям растения и притом очень медленно. Поэтому мхи и печеночники не могут достигать больших размеров и ограничены в своем распространении влажными местообитаниями.

Вода необходима мхам и печеночникам также для полового размножения. Как и у обитающих в воде водорослей, считающихся предками наземных растений, сперматозоиды мхов и печеночников должны подплывать к яйцеклеткам; сильный дождь может обеспечить достаточное для этого количество воды. Из оплодотворенного яйца развивается не новое растение мха или

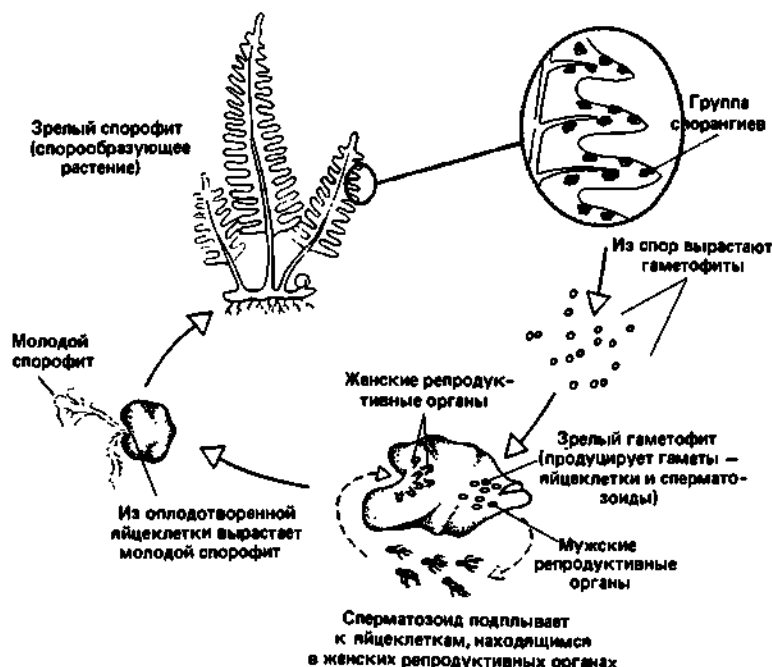


Рис. 3.34. Жизненный цикл папоротника, на примере которого можно видеть важнейшие особенности размножения низших сосудистых растений. То, что обычно называют папоротником, это спорофит (спорообразующее растение). Из его спор вырастают гаметофиты – растения,

образующие гаметы (яйцеклетки и сперматозонды). Гаметофит достигает самое большое 1 см длины и очень уплощен. Для того чтобы подплыть к яйцеклетке сперматозонду необходима вода. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается новый спорофит.

печеночника, а небольшой стебелек, заканчивающийся коробочкой. Несколько клеток, находящихся в этой коробочке, образуют *споры* – одиночные репродуктивные клетки с толстыми стенками, устойчивые к высыханию. Споры высыпаются из коробочки и переносятся по воздуху на новые места; из тех спор, которые попадают в подходящие условия, в конце концов развиваются новые растения.

Низшие сосудистые растения. Плауны и папоротники принадлежат к числу примитивных групп сосудистых растений. Наличие проводящих тканей позволило этим растениям достигнуть довольно больших размеров. Как показывает палеонтологическая летопись, древние родичи плаунов и папоротников по размерам приближались к сравнительно крупным деревьям, а несколько видов древовидных папоротников дожили до наших дней в тропиках (рис. 3.33).

Низшие сосудистые растения образуют споры, распространяющиеся по воздуху; из них развиваются новые маленькие растения, которые в свою очередь образуют яйцеклетки и свободно плавающие сперматозонды (рис. 3.34). Из оплодотворенной яйцеклетки вырастает растение, похожее на исходное спорообразующее растение (*спорофит*). Поскольку сперматозонду все еще нужна вода, чтобы подплыть к яйцеклетке, эти растения могут существовать



Рис. 3.35. Листья и семена гинкго. Эти деревья выживают даже в местах с сильно загрязненным воздухом, а поэтому их часто высаживают на городских улицах.

лишь в таком климате, который наверняка обеспечит влагу, необходимую им для полового размножения.

Голосеменные. Голосеменными называют растения, не имеющие цветков, но образующие семена. Наиболее хорошо известны хвойные (сосны, пихты, ели, тиссы и другие) и гинкго – дерево, которое часто сажают в задымленных городах, поскольку оно устойчиво к загрязненному воздуху (рис. 3.35).

У хвойных имеются два очевидных приспособления к суровым условиям жизни на суше: прочные деревянистые стволы и мелкие листья (рис. 3.36).



Рис. 3.36. Сосну Лямберта легко определить как представителя хвойных по ее игловидным листьям и шишкам (органы размножения). Хвойные леса покрывают горы Сьерра-Невады

на больших высотах, где грунтовые воды большую часть года остаются замерзшими и поэтому недоступны растениям.

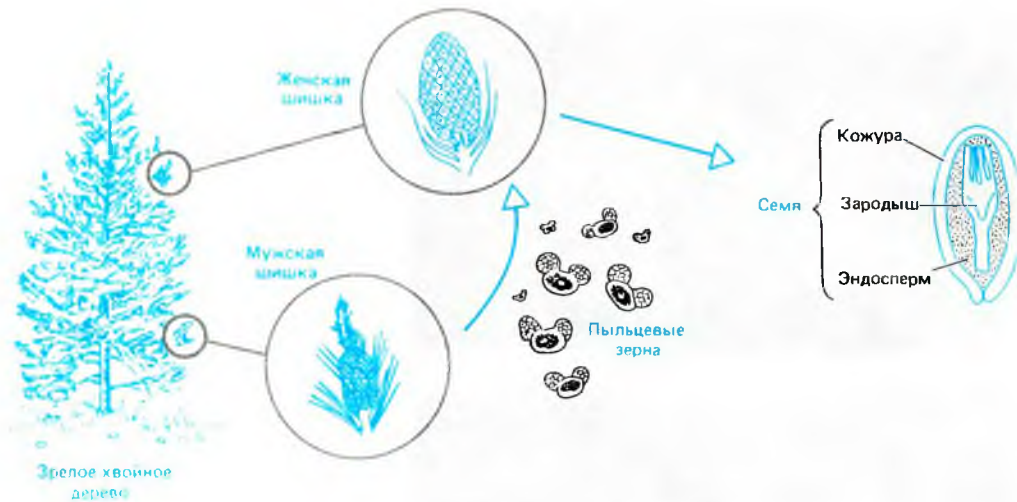


Рис. 3.37. Жизненный цикл сосны как представителя хвойных. На зрелом дереве образуются мужские и женские шишки. Пыльца, высвобождающаяся из мужских шишек, с потоками воздуха попадает в женские шишки. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, окру-

женный запасом питательных веществ и заключенный в защитную кожуру. Семя, величиной с булавочную головку, снабжено большим тонким, как бумага, крылатым выростом (не изображен), который облегчает его перенесение по воздуху.

Прочные стволы позволяют многим видам хвойных достигать большой высоты. Самые высокие из ныне живущих хвойных—это калифорнийское мамонтово дерево и лжетсуга тиссолистная, произрастающие в лесах западного побережья США. Игловидные или чешуевидные листья хвойных растений покрыты толстой восковидной кутикулой, снижающей потери воды. Благодаря этому многие хвойные процветают в южных районах США, где почва сухая, а другие доминируют в лесах у северной границы страны, где растениям трудно зимой добывать воду из промерзшей почвы.

В смысле размножения хвойные также превосходно адаптировались к жизни в условиях недостатка воды. У них мы впервые встречаемся с распространяющейся по воздуху пылью вместо сперматозоидов, плавающих в воде. (Интересно отметить, что у гинкго из пыльцевого зерна выделяется сперматозоид, плавающий в жидкости, выделяемой женским деревом!) Другой шаг вперед в размножении голосеменных—появление семени; это небольшой, но многоклеточный зародыш растения, окруженный запасом питательных веществ и заключенный в водонепроницаемую кожуру (рис. 3.37). Этот репродуктивный «пакетик» превосходно приспособлен к тому, чтобы переноситься воздушными течениями или перекатываться по земле. Запасы питательных веществ, которые обеспечивают зародышу родительские особи, дают ему возможность просуществовать на ранних стадиях развития до тех пор, пока его корни не достигнут находящейся в почве воды, а листья—солнечного света.

Цветковые растения. Цветковые растения—самая молодая из основных групп организмов. Они впервые появились в палеонтологической летописи примерно 70 млн. лет назад. В результате адаптивной радиации цветковых растений возникло широкое разнообразие деревьев, кустарников и травянистых растений, так что число видов цветковых растений более чем в пять



Рис. 3.38. Цветковые растения доминируют в растительности земного шара, и в жизни многих из них большую роль играют животные. Душистые цветки яблони привлекают насекомых-опылителей. Эти яркокрасные ягоды – плоды канадского дёрена, карликового родича кизильника.

раз превосходит общее число всех других ныне существующих видов многоклеточных растений.

Цветковые растения обладают очень эффективными проводящими тканями, по которым быстро транспортируются вода и питательные вещества. В частности, благодаря этому вода, испаряющаяся через листья, быстро возмещается, что делает возможным развитие у растений широких листьев с большой площадью поверхности, открытой солнечным лучам и тем самым эффективно осуществляющей фотосинтез. Большое количество образующихся при этом питательных веществ дает растению возможность быстро расти.

Однако самое поразительное эволюционное новшество – это пожалуй, новые репродуктивные структуры – цветки, содержащие органы полового размножения, и плоды, образующиеся вокруг семян. И что еще более удивительно, у многих цветковых растений возникли адаптации, предусматривающие участие насекомых в опылении их цветков и в распространении семян на новые места. Цветки, опыляемые животными, имеют обычно яркую окраску и издают сильный запах; по этим признакам животное легко находит цветок. Кроме того, опылитель получает «награду» в виде нектара или пыльцы, которые он съедает. Некоторые семена или плоды распространяются, прилипая к перьям или шерсти животных и к одежде человека. Другие находятся во вкусных ярких плодах. Животное, съев плод, может выбросить крупное твердое семя или же, если семена мелкие, проглотить их вместе с мякотью. Семена обычно проходят через пищеварительный тракт, оставаясь неповрежденными; известны даже такие семена, которые прорастают лишь в том случае, если их наружная кожа будет размягчена в результате такого путешествия!

Рис. 3.39. Цветковые растения, используемые человеком. *Вверху.* Кокосовая пальма, играющая большую роль в экономике многих тропических стран. Плоды съедобны как в зрелом, так и в незрелом состоянии; листья и кора служат материалом для постройки хижин и изготовления шляп и корзин. *Внизу.* Сбор клюквы на полуострове Кейп-Код.



Перечисленные адаптации цветков и плодов показывают, что первые цветковые растения появились в среде, в которой уже прочно обосновались разнообразные животные, игравшие роль решающего фактора отбора в эволюции этих растений (рис. 3.38). (Более подробно жизненный цикл цветковых растений рассматривается в гл. 19).

Трудно представить себе, какой была бы жизнь человека без цветковых растений. Мы можем, конечно, иногда грызть кедровые орешки, выпить пива с хвойным экстрактом или приготовить салат из молодых листьев папоротника, однако большую часть пищи нам дают цветковые растения и они же снабжают нас кормом для домашних животных (рис. 3.39). Хвойные деревья дают нам сырье для производства бумаги, а также древесину, но более прочную и красивую древесину дают опять-таки деревья, относящиеся к цветковым растениям. Цветковые растения дают хлопок и лен, многие красители, придающие разнообразие нашей одежде, а также чай и специи, улучшающие вкус пищи. В общем цветковые растения—наиболее важная группа (табл. 3.5).

Таблица 3.5. Экономическое значение наземных растений

Мхи	Белый мох (<i>Sphagnum</i>): используется в Ирландии и Шотландии как топливо (торф); в садоводстве и в питомниках — для мульчирования и выращивания рассады
Плауны	Раньше из елочковидной живучки делали гирлянды к Новому году, но теперь она стала редкой и во многих местах охраняется
Папоротники	Листья используются при составлении букетов и корзин цветов, целые растения — как комнатные и садовые декоративные растения
Голосеменные	Древесина: пихта, тсуга, ель, сосна, кедр, секвойя Скипидар: получают из сосны Пульпа для изготовления бумаги: различные хвойные Новогодние елки: ели, сосны, пихты, можжевельник Ландшафтные растения: ели, можжевельники, тиссы, кедры, кипарисы, пихта, сосны, гинкго
Цветковые растения	Пища: фрукты, ягоды, орехи, зерно, стебли, листья, корни, клубни; получение соков, сиропов и масел Волокно: хлопчатник, лен Древесина: дуб, клен, ясень, береза, тополь, каштан, вишня, кария пекан Топливо: дрова, древесный уголь Ландшафтные растения: газонная трава, дуб, клен, магнолия, береза и многие другие растения; цветущие кустарники, однолетние и многолетние цветущие травянистые растения Напитки: кофе, чай; ображивание многих видов растений для приготовления пива, вина и ликеров Лекарственные и тонизирующие препараты: аспирин, атронин, опиум и др.

3.10. Грибы

К этому пятому царству живой природы относится много морских и пресноводных форм, однако большинство грибов — наземные организмы; в любом сыром лесу вы почти наверняка встретите тех или иных их представителей. Дрожжи — это одноклеточные грибы, используемые при выпекании хлеба и для сбраживания вина и пива (см. рис. 12.8). Однако большая часть грибов имеет более крупные размеры, и их тело состоит из скоплений нитевидных структур.

Грибы играют важную роль в разрушении мертвых организмов, высвобождая биогенные элементы и возвращая их в круговорот. Вегетативное тело гриба обычно находится в том субстрате, который служит ему пищей. В этот субстрат гриб выделяет пищеварительные ферменты; переваренные продукты поглощаются через стенку тела. Обычно мы видим только репродуктивные органы гриба, растущие на поверхности субстрата: черный, зеленый, белый или розовый «пух» на заплесневевших продуктах, наросты трутовиков на деревьях или шляпочные грибы на отмерших стволах деревьев и листьях (рис. 3.40). Все эти структуры образуют споры, которые как правило, переносятся по воздуху, попадая на новый питательный для них субстрат. Грибы играют важную роль как организмы-разрушители, но некоторые из них причиняют вред, повреждая кожу, волосы, воск, пробку и поливиниловые пластиковые материалы. За те долгие годы, что Испания и Англия владели морями над морями, грибы, разрушающие древесину, уничтожили у них больше судов, чем неприятели. Фактически многие корабли тонули из-за того, что у них посреди океана отваливалось дно!



Рис. 3.40. Грибы. Слева. Белый или зеленый пух, образующийся на заплесневевших продуктах – это скопление тоненьких нитей, которые продуцируют репродуктивные споры. Справа.

Эти красные грибы, растущие в лесу, представляют собой более сложные репродуктивные структуры (Biophoto Associates).

Многие грибы, растущие на пищевых продуктах, конечно, доставляют нам неприятности, однако некоторые грибы играют важную роль в производстве тех или иных продуктов. Специфический вкус таким сырам, как стилтон, рок-фор, бри и камамбер, придают определенные виды грибов, добавляемых в процессе производства этих сыров. Распространенный в дальневосточных странах соевый сыр готовят, сбраживая в течение примерно года вареные соевые бобы и пшеницу при помощи специального гриба. Получаемый сыр богат витаминами и аминокислотами, что особенно ценно для населения стран, в которых основным продуктом питания служит рис. (В западных странах соевый сыр по большей части производят путем обработки соевых бобов кислотами, поэтому питательная ценность таких сыров невелика.) Вино, пиво, сыры и ферментированные колбасные изделия также сохраняются дольше и более питательны, чем сырье, из которого их вырабатывают.

Грибы часто конкурируют с бактериями за пищу, однако различия между этими двумя группами снижают интенсивность конкуренции. Так, например, большинству грибов необходимы высокие концентрации кислорода, тогда как многие бактерии могут жить при низких его концентрациях. Вследствие потребности грибов в кислороде почти все грибковые заболевания человека, в том числе стригущий лишай, рубромикоз, поражающий ступни, и молочница, поражающая влагалище, возникают только на поверхностях тела, соприкасающихся с воздухом. По этой же причине широко распространены грибные инфекции растений. У растений листья тонкие, и воздух проникает в них легко, а у их деревянистых стеблей и корней центральная часть мертва; таким образом, живые ткани растений расположены очень близко к поверхности, т. е. к воздуху. Кроме того, грибы лучше, чем бактерии, переносят кислую среду, поэтому они часто развиваются на студнях и в уксусе, где бактерии жить не могут.

Лишайники. Лишайник представляет собой не один организм, а состоит из гриба и одноклеточной водоросли или цианобактерии, связанных тесными и взаимовыгодными отношениями, известными под названием *мутуалистических*. (Мутуализм часто рассматривают как одну из разновидностей симбиоза – буквально «совместная жизнь»; этим термином обозначают тесную взаи-



Рис. 3.41. Лишайники. Слева. Некоторые лишайники похожи на мазки густой яркой краски. Справа. Два других вида лишайников, растущих

на ветке: один напоминает тонкие извитые листья, а другой – миниатюрные кустики (William Camp).

мосвязь между двумя видами.) Фотосинтезирующий партнер образует пищу как для себя, так и для гриба; а гриб, как полагают, обеспечивает снабжение водой и минеральными веществами. Лишайники весьма живописны, напоминающая мазки густой краски, небольшие кустики или изогнутые листья (рис. 3.41).

Растут лишайники очень медленно, однако они могут существовать во многих местах, где не живут никакие другие фотосинтезирующие растения: на голых скалах, на холодных горных вершинах, в тундре; здесь они подчас оказываются единственной пищей, доступной животным. Однако при загрязнении воздуха лишайники быстро погибают; поэтому состояние лишайников в данной местности может служить показателем качества ее воздуха.

Лишайники находят и другие довольно необычные применения: археологи определяли возраст загадочных каменных голов, обнаруженных на острове Пасхи, измеряя размеры растущих на них лишайников, а получаемые из лишайников красители используются для окраски одного из типов твида.

Краткое содержание главы

Биологи классифицируют организмы в соответствии с их эволюционным родством. В каждой крупной группе организмов имеются члены, приспособленные к различным местообитаниям и к разному образу жизни, причем нередко наблюдаются довольно сильные отклонения от основного для данной группы плана строения. В процессе эволюции представители некоторых групп дали начало другим крупным группам. Несмотря на то что некоторые линии вымерли, многие группы не исчезли полностью, но до сих пор представлены формами, очень сходными со своими предками, жившими миллионы или сотни миллионов лет назад. Эти организмы, а также ископаемые остатки вымерших форм, помогают нам построить эволюционное древо живых организмов, несмотря на наличие многих пробелов.

Некоторые из ранних монер – бактерии с простой структурой клетки – несомненно дали начало первым протистам – одноклеточным с более крупной

и более сложно организованной клеткой. Царства многоклеточных организмов – растений, животных и грибов – происходят от разных эволюционных линий протистов.

Мы считаем, что жизнь возникла в море, где организмы окружены водой, которая снабжает их газами и минеральными веществами, уносит продукты распада и поддерживает их тела. Позднее некоторые группы организмов успешно выдержали тяжелую селективную процедуру выхода на сушу. У этих форм развились водонепроницаемые покровы, прочные скелеты, внутренние поверхности для газообмена, устойчивые к высыханию яйца, семена, пыльца или споры. Сосудистые растения, насекомые и пауки, рептилии, птицы и млекопитающие – основные группы, члены которых в состоянии выдерживать сухой воздух и солнечный свет, с которыми им приходится сталкиваться в настоящей наземной среде. Мхи и печеночники, плауны и папоротники, многие беспозвоночные и амфибии живут на суше, однако им все еще необходимы сырые тенистые местообитания и убежища, в которых можно укрыться днем, и часто для успешного размножения им требуется наличие воды.

На переднем форзаце этой книги приведены основные события в истории многоклеточных организмов на Земле; более ранние события рассмотрены в гл. 13.

Проверьте себя

1. Рассматривая под лупой каплю прудовой воды можно увидеть в ней многочисленные отдельные клетки, содержащие хлоропласты и быстро перемещающиеся в пределах капли. К какому царству принадлежат эти организмы: животных, грибов, монер, растений, протистов?
2. Для каждого из перечисленных ниже признаков выберите из помещенного справа перечня животное, обладающее этим признаком:

1) раковина и мускулистая нога;	а) членистоногое;
2) щупальца со стрекательными клетками;	б) кишечнополостное;
3) амбулакральные ножки и покрытое иглами тело;	в) иглокожее;
4) двусторонняя симметрия, наличие ротового, но отсутствие анального отверстия;	г) плоский червь;
5) сегментированный наружный скелет;	д) моллюск;
6) тело разделено на членики, заполненные жидкостью.	е) круглый червь;
	ж) кольчатый червь;
	з) губка.
3. Укажите, к какой группе (из приведенных справа) принадлежит каждое из перечисленных ниже животных:

1) дрозд;	а) амфибии;
2) золотая рыбка;	б) птицы;
3) минога;	в) костные рыбы;
4) гремучая змея;	г) хрящевые рыбы;
5) акула;	д) бесчелюстные;
6) лягушка;	е) млекопитающие;
7) морской конек.	ж) рептилии.

4. Назовите не менее чем по два различия между амфибиями и рептилиями в строении тела и в размножении.
5. Назовите два приспособления к размножению на суше, имеющиеся как у голосеменных, так и у цветковых растений.
6. Назовите три вида практического использования водорослей.
7. Какие из перечисленных ниже пищевых продуктов производятся без участия бактерий или грибов?
 - а) уксус;
 - б) зефир (конфеты);
 - в) сыр;
 - г) вино;
 - д) хлеб.

Вопросы для обсуждения

1. Какое адаптивное преимущество дает бактериям и *Gonyaulax* (разд. 3.2) их способность вырабатывать токсины? Какие вы можете провести эксперименты, чтобы подтвердить свое мнение?
2. Большинство пресноводных беспозвоночных утратило подвижную личиночную стадию, имеющуюся у их морских родичей. Можете ли вы объяснить адаптивное преимущество этого? (Наводящее указание: подумайте о различиях между пресноводными водоемами (озера, реки и т.п.) и морем.)
3. Какие преимущества, создаваемые общественным поведением и заботой о потомстве, привели к тому, что организмам стало в эволюционном отношении выгодным затрачивать часть имеющейся у них энергии на эти виды деятельности? В чем состоят отрицательные стороны такого поведения?
4. Пренатальная забота о потомстве сыграла очень большую роль в успешной эволюции птиц и млекопитающих. Какие можно привести аналогии из царства растений?
5. Какие затраты энергии должно производить растение, если оно опыляется с помощью животных? Какую энергию экономит растение при таком опылении? Какие преимущества оно получает при опылении с помощью животных, а не с помощью ветра?
6. Эволюция многих цветковых растений и насекомых протекала таким образом, что теперь они зависят друг от друга. Приведите примеры растений, зависящих от насекомых как агентов опыления, и насекомых, зависящих от растений.

Очерк. Животные, ведущие паразитический образ жизни

Большая часть известных нам животных – это растительноядные, потребляющие растительную пищу, плотоядные, поедающие других животных, и всеядные, питающиеся как растительной, так и животной пищей. Четвертую обширную группу животных составляют паразиты; средой обитания паразитов являются другие животные, называемые *хозяевами*, за счет которых они питаются. Паразитов насчитывается сотни тысяч видов. По характеру взаимоотношений с хозяином их можно разделить на две основные группы: *эндопаразиты* и *эктопаразиты*. К эндопаразитам (рис. 3.42) относятся многие плоские черви (например, сосальщики), ленточные черви, круглые черви (аска-



Рис. 3.42. Эндопаразит. Солитер прикрепляется своими крючьями и присосками к стенке кишечника хозяина. Многочисленные короткие и широкие членики, составляющие тело паразита, не содержат почти ничего, кроме органов размножения. (Biophoto Associates)



Рис. 3.43. Эктопаразит. Блоха, паразитирующая на кошках. Она прокалывает кожу хозяина и высасывает из него кровь, составляющую ее пищу. Тело блохи очень гладкое и почти плоское; эта адаптация дает ей возможность спастись, быстро проскользнув между волосками, когда кошка начинает чесаться. (Biophoto Associates)

риды, трихины, острицы), простейшие (малярийный плазмодий, вызывающий малярию). Они живут в теле организма-хозяина. Эктопаразиты (рис. 3.43) обитают на теле хозяина постоянно или же только время от времени кормятся на нем. К эктопаразитам относятся многие клещи, вши, блохи (членистоногие), пиявки (кольчатые черви).

Паразитам в окружающей их природной среде нелегко найти хозяев, на которых они могут питаться, ибо хозяев может быть относительно немного и они бывают сильно рассредоточены. Чтобы компенсировать это, многие паразиты, как, например, ленточные и круглые черви, продуцируют огромное число яиц, достигающее сотен тысяч и даже миллионов, с тем чтобы хотя бы некоторые из них нашли своего хозяина. Большая же часть яиц, не попав в хозяина, погибает. Личинки многих паразитических червей развиваются в теле промежуточных хозяев, в которых они, однако, не достигают половозрелости. Такими промежуточными хозяевами, например для сосальщиков, служат моллюски, поэтому борьба с паразитами в данной местности может быть направлена на уничтожение моллюсков. Острицы заносятся в рот грязными руками. Этими мелкими круглыми червями с очень небольшой продолжительностью жизни (не более одного месяца) заражаются главным образом маленькие дети, которые, почесывая область анального отверстия, переносят на пальцах яйца остриц в рот; таким образом, следующее поколение червей может попасть в пищеварительный тракт той же особи хозяина, в котором развилось предыдущее поколение.

У самок блох имеется одна интересная адаптация: их особенно привлекают беременные самки млекопитающих тех видов, которые служат им хозяевами. Блоха питается кровью беременной самки и откладывает яйца, из которых вылупляются личинки, поселяющиеся в норе будущей матери на слущившейся коже или испражнениях. Когда родившиеся детеныши подра-

стают, следующее поколение блох поселяется на них, приобретая, таким образом, нового хозяина и средства для расселения.

Паразитов, живущих в пищеварительном тракте, окружает в значительной степени уже переваренная пища, а другие паразиты просто всасывают богатую питательными веществами кровь. В связи с указанными особенностями среды обитания у некоторых кишечных паразитов, а именно у ленточных червей, кишечник редуцировался, и они всасывают пищу всей стенкой тела. Взамен утраченной пищеварительной системы у них развивается мощная половая система, и само их тело — это всего лишь «фабрика яиц».

Среди процветающих паразитов очень немногие вызывают гибель своих хозяев, поскольку в этом случае они уничтожали бы источник снабжения пищей самих себя. Истории известно множество примеров, когда от паразитов, таких, как чумная палочка или бледная спирохета, гибла значительная часть популяций вновь обретенных хозяев, но это, конечно, сопровождалось

Таблица 3.6. Некоторые паразитические черви, заражающие человека

Название паразита	Симптомы	Способ заражения
Свиной солитер (цепень вооруженный)	Похудание, малокровие, дисфункция кишечника (поносы), боли в животе, головные боли, головокружения	Употребление в пищу недостаточно прожаренного или проваренного свиного мяса
Лентец широкий	Симптомы, сходные с симптомами, наблюдающимися при заражении свиным солитером	Поедание сырой или слабо проваренной рыбы (щука, налим)
Эхинококк (незрелая стадия червя, взрослая форма которого паразитирует у собак)	Пузыри величиной с апельсин и крупнее. Тяжелое заболевание. Симптомы различны в зависимости от того, в каких органах (печень, мозг) локализован паразит	Облизывание лица и рук человека зараженной собакой; через сырую питьевую воду
Кровяная двуустка (шисто-зома)	Малокровие, заболевание мочевого пузыря и других органов мочеполовой системы. Похудание, увеличение печени и селезенки, вздутый живот. При проникновении личинки через кожу — дерматит	Проникновение личинок через кожу в кровь (при купании, мытье ног) Питье воды, содержащей личинок. Заражены примерно 200 млн. человек в тропиках и субтропиках
Острица	Преимущественно поражает детей. Зуд в области анального отверстия	Самки откладывают яйца вокруг анального отверстия. Яйца переносятся в рот грязными руками, что поддерживает инфекцию
Аскарида	При заражении сначала проходит через легкие, вызывая явления бронхита и пневмонии. Локализуется затем в тонком кишечнике, вызывая поносы, малокровие. При высокой интенсивности заражения возможна непроходимость кишечника, проникновение паразита в печень с тяжелыми последствиями	Заражение при проглатывании яиц, широко распространенных в окружающей среде (в огороде на овощах, при питье сырой воды и т.п.). Аскаридами заражено около 1 млрд. человек на всех континентах

и гибелью большей части паразитов. Выживали и оставляли потомство лишь те паразиты, которые оказывали на своих хозяев менее разрушительное воздействие. Эктопаразиты также могут вызывать гибель своих хозяев. Например, пухоеды пожирают перья находящихся в гнезде птенцов по мере того, как эти перья вырастают; в результате птица лишается возможности сохранять тепло и способности к полету. Как то, так и другое обрекает молодую птицу на гибель.

Одна из разновидностей жизни под девизом «не убивай своего хозяина» наблюдается у так называемых *паразитоидов* – насекомых (преимущественно перепончатокрылых), личинка которых ведет паразитический образ жизни, а взрослое насекомое (имаго) способно к полету и не является паразитом. Самка паразитоида откладывает яйцо на особь хозяина (обычно это личинка, куколка, взрослая особь или яйцо насекомого какого-либо другого вида, часто бабочек); из этого яйца выходит личинка, которая использует хозяина как источник пищи, необходимой для ее собственного развития. Развивающийся паразитоид убивает своего хозяина не сразу, а по достижении взрослого состояния, когда выходит из его тела наружу. Таким образом, хотя развивающийся паразитоид питается за счет живого хозяина, то, что он затем убивает этого хозяина, – не случайное, а запрограммированное событие в его жизни. У некоторых видов паразитоидов самки умеют определять, содержит ли уже данная особь хозяина паразитоида, и откладывают в него яйцо только в том случае, если хозяин свободен от «постояльцев». Благодаря этому их собственный потомок бывает обеспечен пищей, необходимой ему для развития.

Многие виды паразитоидов откладывают яйца только в особей одного или нескольких близких видов насекомых. Паразитоидов, поражающих насекомых-вредителей, иногда специально выращивают и выпускают, используя их в качестве одного из методов борьбы с вредителями.

Очерк. Номенклатура и классификация организмов

Система классификации живых организмов, которой мы пользуемся, была создана в XVIII в. шведским ученым Карлом Линнеем (Carolus Linnaeus). Он присвоил каждому виду организмов *биномиальное* название, т. е. название, состоящее из двух слов, а также распределил разные виды организмов по все более крупным и широким категориям. Система классификации Линнея была основана на сходстве строения, т. е. на объединении в одну группу форм, сходных друг с другом, например деревьев с похожими листьями и корой. Затем появилась теория эволюции, и биологи поняли, что организмы, по всей вероятности, происходят от одной или самое большее от нескольких ранних форм жизни. Поэтому представлялось более естественным классифицировать организмы на основе их эволюционного родства. На практике при этом опять-таки большое значение придается сходству строения как свидетельству о родственных связях, поэтому многие группы, выделяемые по старой и по новой системе, совпадают.

Основной единицей классификации служит *вид* – группа организмов, связанных достаточно близким родством, чтобы скрещиваться между собой. Каждый вид относят к тому или иному *роду*, который может содержать также другие виды, сходные с данным. Роды объединяют в *семейства*, а семейства – в *отряды* и т. д. В большинстве случаев каждая последующая группа более высокого ранга содержит большее число видов, связанных более отдаленным родством. Ниже показано положение в системе одного представителя царства животных и одного – царства растений:

	Человек	Рудбекия
Царство	Animalia	Plantae
Тип	Chordata	Tracheophyta
Класс	Mammalia	Angiospermae
Отряд (порядок)	Primates	Asterales
Семейство	Hominidae	Compositae
Род	<i>Homo</i>	<i>Rudbeckia</i>
Вид	<i>sapiens</i>	<i>hirta</i>

Упоминая о том или ином виде, следует указывать его родовое и видовое названия, например *Homo sapiens*, *Rudbeckia hirta*. Это связано с тем, что видовое название часто бывает банальным (*hirta* просто означает «опушенная»), причем многие организмы могут иметь одинаковые видовые названия: например, *Hepatica americana* (один из видов весеннего растения – печеночница американская), *Erythronium americanum* (кандык американский), *Coccyzus americanus* (кукушка желтоклювая американская) и *Veronica americana* (вероника американская).

Присваивая организмам названия, необходимо соблюдать определенные правила, потому что иначе разные лица могут пользоваться различными названиями для одного и того же растения или животного и, наоборот, одно и то же название будет применяться к разным организмам в разных странах. Это может приводить к недоразумениям как в повседневной жизни, так и в лаборатории.

В настоящее время существуют три международные комиссии по номенклатуре – одна для растений, другая для животных и третья для бактерий, регламентирующие присвоение научных названий членам каждой из этих групп.

Научные названия даются по-латыни, потому что в течение многих веков ученые всех европейских стран пользовались латинским языком. Многие латинские названия насыщены информацией и фольклором. Садовнику, например, полезно знать, что название *Gypsophila* означает «любящее мел» – указание на потребность этого растения в известии. Некоторые растения названы в честь какого-либо лица. Например, *Rudbeckia* (рис. 3.44, *вверху слева*) названа в честь Олафа Рудбека, бывшего в XVIII в. профессором ботаники в Швеции. Средневековый фольклор учит, что, как это сказано в одном из первых травников, «Господь... создал траву, чтобы она росла на склонах гор, и злаки на потребу человека и... снабдил каждый из них этикетками, в которых человек может прочесть, для чего их можно использовать». Например, считалось, что *Hepatica*, цветущая ранней весной, излечивает болезни печени, потому что ее листья по форме напоминают печень (рис. 3.44, *вверху справа*). Название *Phallus impudicus* (гриб веселка обыкновенная) отражает сходство плодового тела этого гриба с половым членом человека (рис. 3.44, *внизу справа*).

Наша система именования и классификации организмов возможно не соответствует масштабам этой задачи. По мнению биологов, на свете существует до 10 млн. разных видов живых существ, из которых формально открыто и описано всего лишь около 15%. (В настоящее время естественные местообитания так быстро разрушаются в результате загрязнения среды, взрыва численности населения, сведения лесов, обмеления рек и разрушения пахотных земель, что большая часть неописанных видов может вымереть, не дождавшись своего описания!) Однако, до тех пор пока не получают широкого распространения более совершенные системы классификации, мы должны довольствоваться теми, которыми располагаем. Организмам необходимо присваивать научные названия для того, чтобы мы, общаясь между собой, могли быть уверены, что говорим об



Рис. 3.44. Вверху слева. *Rudbeckia hirta*. Вверху справа. *Hepatica acutiloba*. Внизу. *Phallus impudicus*. (Снимки вверху – William Camp, внизу – Biophoto Associates)

одном и том же виде, и мы не можем обойтись без какой бы то ни было системы классификации, чтобы как-то упорядочить огромное разнообразие организмов, существующих вокруг.

Глава 4

Распространение организмов

Проработав эту главу вы должны уметь:

1. Назвать три главных фактора, определяющих тип сообщества организмов, встречающихся в определенной местности, и объяснить, как влияет на них каждый из этих факторов.
2. Описать распределение живых организмов в океанах и пояснить, от каких физических и химических факторов оно зависит.
3. Объяснить, почему в далеко отстоящих друг от друга областях со сходным климатом обычно встречаются сходные виды.
4. Объяснить значение термина «экологическая сукцессия»; кратко описать сукцессию, начиная с заданной исходной стадии, перечислив в правильной последовательности типы растительности, которые в ней можно встретить.
5. Определить термин «конвергентная эволюция» и привести примеры такой эволюции.
6. Уметь правильно пользоваться словами: сообщество, биом, тропический пояс, умеренный пояс, саванна, листопадный лес, чапараль, тайга и тундра.

Три следующие главы посвящены экологии – области биологии, изучающей взаимодействия между организмами и окружающей их средой. Среда складывается из физических факторов (солнечный свет, температура, наличие или отсутствие воды, толщина почвенного слоя и структура почвы), химических факторов (состав воздуха, почвы и веществ, растворенных в воде) и биологических факторов (другие организмы, обитающие в данной местности). До 60-х годов нашего века большинство людей не слышали об экологии, однако к тому времени эта наука могла бы отпраздновать столетие своего существования. Экология возникла из такой уже вполне сформированной дисциплины, как естественная история – наблюдение за организмами в природе и их описание.

В странах Европы и Америки издавна утвердилось представление, что предназначение человека заключается в «покорении природы». В последнее время, однако, человек стал осознавать, что он составляет часть природы, а не стоит над ней и что сохранение цивилизации зависит от того, выживут ли окружающие растения и животные, бактерии и грибы. Во многих случаях деятельность чело-

Рис. 4.1. Новые неизвестные науке организмы обнаруживаются почти ежедневно. Эта еще не получившая названия бабочка была обнаружена на о-ве Сулавеси в 1980 г. (Biophoto Associates)



века угрожает его выживанию и в настоящее время перед нами стоит задача ни в коем случае не допустить слишком сильного нарушения экосистемы Земли. Но прежде чем решить, как нам следует (или не следует) действовать, мы должны понять законы взаимодействия организмов в природе. Это – основная цель экологии, изучение которой мы начнем с обзора накопленных данных; в гл. 7 мы рассмотрим, каким образом наши экологические познания помогут нам избежать тех нарушений в природе, причиной которых является человек.

Мы начнем с выяснения вопроса о том, почему организмы обитают именно там, где они обитают. Этот вопрос возник у натуралистов, когда они, обследуя земной шар и составляя перечни населяющих его живых организмов, выявили две общие характерные черты, наблюдаемые повсеместно. Во-первых, в каждой вновь обследуемой области обнаруживаются виды организмов, прежде неизвестные науке, и список официально признанных видов неуклонно возрастает (рис. 4.1). Во-вторых, несмотря на все возрастающее число известных видов, существует всего лишь несколько основных типов *сообществ* – групп организмов, живущих в одном и том же месте. Крупнейшие наземные сообщества, занимающие огромные пространства суши, называют *биомами*. Каждый биом можно распознать по характерной структуре доминирующей в нем растительности. Путешествуя в тропических дождевых лесах Южной Америки, мы обнаружили бы огромные деревья с крупными листьями и плодами, оплетенные гигантскими лианами, в сумрачной тени которых бесшумно порхают яркоокрашенные бабочки и птицы. Почти так же выглядят тропические дождевые леса Африки, но в них растут иные виды деревьев и лиан и обитают иные бабочки и птицы. Это справедливо и в отношении других биомов: пустыня, кустарники, степи или тундра выглядят в общем одинаково независимо от того, где они находятся. Почему в разных частях земного шара можно встретить такие сходные сообщества организмов?

4.1. Климат и растительность

Если посмотреть на карту мира, на которой показано распределение основных биомов (рис. 4.2), то можно видеть, что для областей с одинаковым климатом характерны биомы одного и того же типа; климат определяет тип растительности в данной местности, а растительность в свою очередь определяет облик сообщества.

Климат зависит главным образом от солнца. Вблизи экватора солнечные лучи падают на землю почти вертикально, и поэтому тропические растения получают гораздо больше солнечной энергии, чем растения за пределами тропиков, освещаемые косыми лучами солнца (рис. 4.3). Вследствие наклона земной оси во внутритропических областях погода в разное время года бывает различной, тогда как в тропиках сезонные изменения длины дня и температуры незначительны.

От солнца зависит не только интенсивность света, используемого при фотосинтезе, но также температура среды. Поскольку тропические области круглый год получают почти вертикальные солнечные лучи, для них характерна доволь-

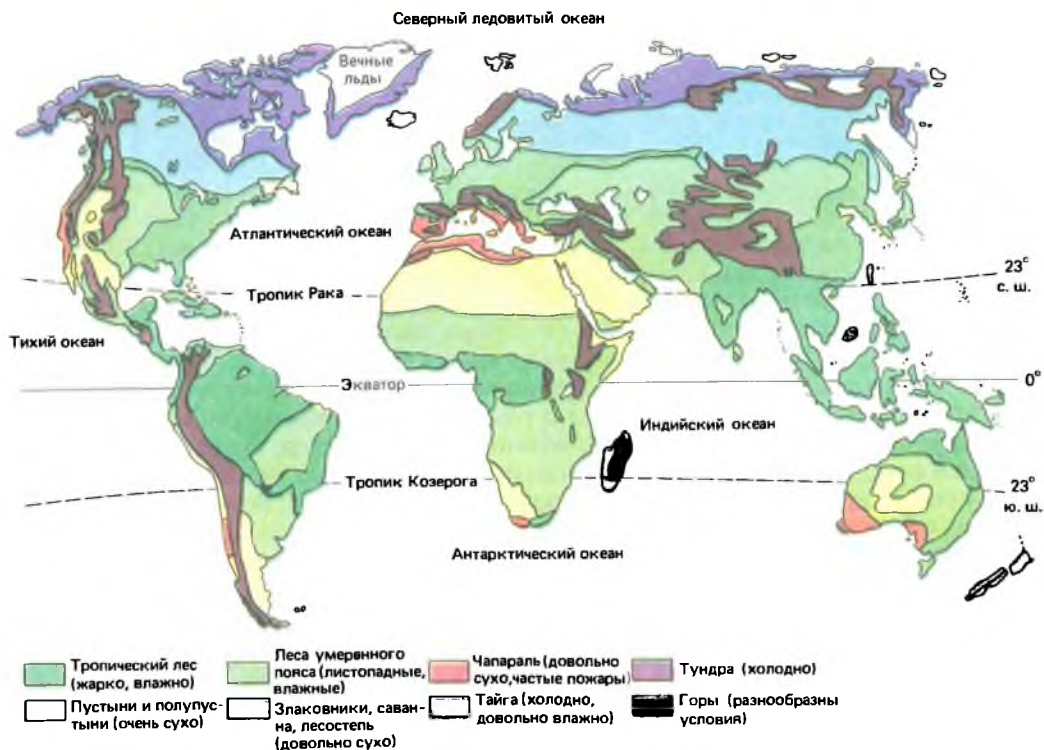


Рис. 4.2. Распределение главных биомов земного шара. В условных обозначениях для каждого биома указаны основные климатические условия, которые его порождают. Океаны, массивы суши и горные хребты влияют на климат, а тем самым на растительность, в результате чего карта оказывается более сложной, чем она могла бы быть.

но постоянная высокая температура. В других областях земного шара температура воздуха варьирует в зависимости от количества солнечного света и его интенсивности в разное время года. В общем при более высокой температуре растения растут быстрее. Пределы колебаний температуры строго определяют видовое разнообразие организмов, обитающих в той или иной конкретной области.

Другой важный климатический фактор – это влажность, зависящая, по крайней мере частично, от количества солнечного света и температуры. Теплый воздух поднимается вверх, а кроме того, он удерживает больше водяных паров, чем холодный. При охлаждении воздуха часть содержащейся в нем влаги конденсируется, выпадая в виде дождя, снега или росы. В районе экватора нагретый воздух поднимается вверх, разреживаясь и охлаждаясь по мере перемещения во все более высокие слои атмосферы и высвобождая часть содержащихся в нем водяных паров; в результате во многих областях, находящихся вблизи экватора, выпадает большое количество осадков. Примерами служат бассейн реки Конго в Африке и бассейн Амазонки в Южной Америке, где обильные осадки делают возможным существование тропических лесов. На большей высоте воздушные массы перемещаются как к северу, так и к югу от экватора; в конце концов воздух достаточно охлаждается и вновь опускается на землю, по пути нагреваясь



Рис. 4.3. Лучи солнечного света, падающие на Землю в высоких широтах, распределяются по большей площади, и поэтому интенсивность их в каждой данной точке ниже, чем интенсивность лучей, падающих на Землю вблизи экватора.

и поглощая дополнительные количества водяных паров. Именно в этих областях земного шара находятся обширные пустыни (рис. 4.2 и 4.4). Еще дальше на север и на юг в умеренных широтах, в которых расположена большая часть территории США, Европы и Азии, сильные ветры приносят воздушные массы иногда из холодных полярных, а иногда из теплых тропических областей, обуславливая переменчивую погоду и заставляя нас сохранять верность вечернему

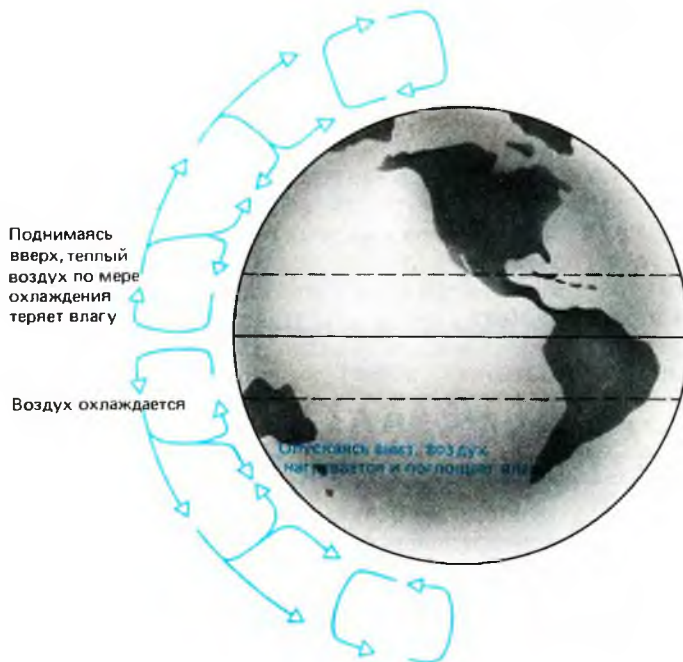


Рис. 4.4. Основные направления перемещения воздушных масс над поверхностью Земли. Воздух над экватором нагревается солнцем, поднимается вверх и перемещается по направлению к полюсам. В результате вблизи экватора создается область низкого давления и безветрия – так называемая экваториальная штилевая полоса. На больших высотах воздух охлаждается, и часть его начинает опускаться вниз примерно на широте 30° в Северном и Южном полушариях. По мере того как опу-

скающийся воздух уплотняется, он нагревается. Более теплый воздух удерживает больше влаги, а поэтому в этих широтах – областях обширных пустынь – дождей выпадает мало. Некоторая часть воздуха возвращается в тропики, а остальная перемещается к умеренным широтам. Обратите внимание на то, что в полярных областях циркуляция воздуха замкнутая. В области между полюсами и тропиками направления циркуляции воздуха более разнообразны, что обуславливает изменчивую погоду.

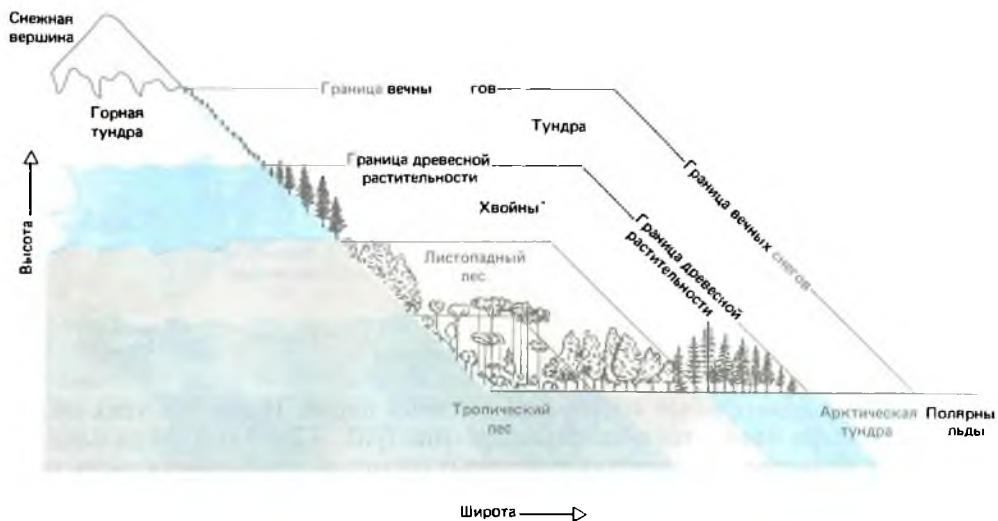


Рис. 4.5. Характер растительности изменяется с широтой и высотой местности. Температура, от которой зависит характер растительности, снижается по мере продвижения вверх по горному склону или по мере удаления от экватора,

так что при наличии обильных осадков растительность в высоких широтах и на больших высотах сходна, как это видно на рисунке. (Colinvaux)

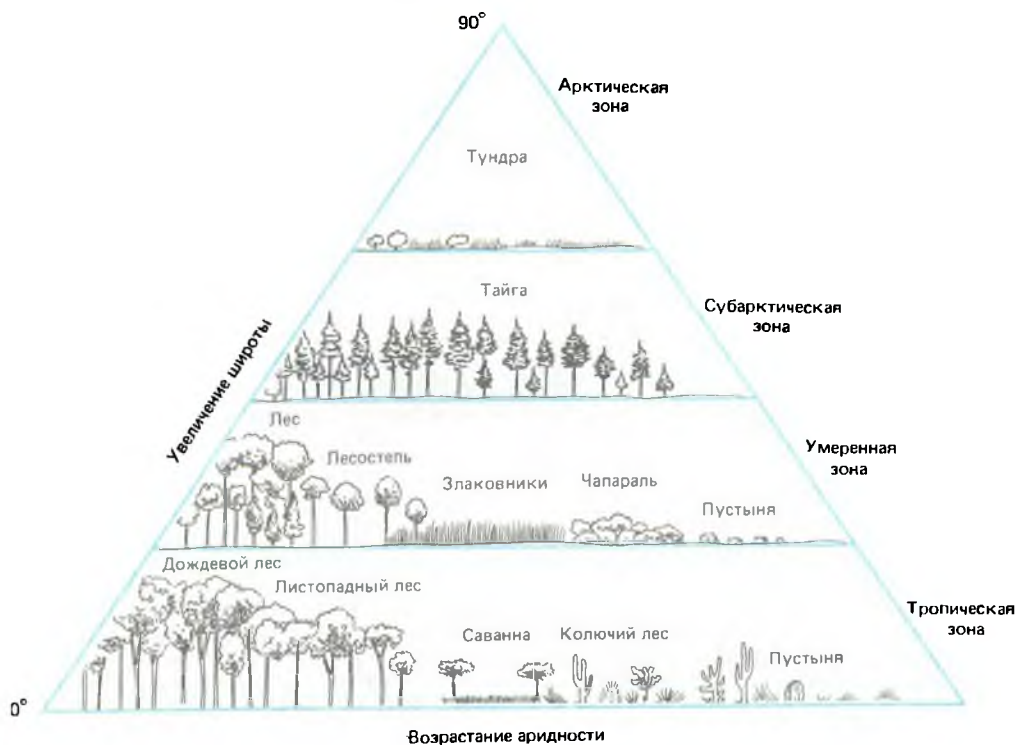


Рис. 4.6. Упрощенная схема основных биомов, расположенных в соответствии с повышением аридности в разных широтах. Из этой схемы видно, что преимущественное воздействие на

растительность оказывает температура (которая изменяется с изменением широты) и влажность.

выпуску новостей, с тем чтобы узнать (возможно), какие сюрпризы подготовил нам на завтра погода.

В 1889 г. К. Харт Мерризм (Hart Merriam), молодой натуралист, изучавший биологию в одном из районов Аризоны, обратил внимание на то, что изменения растительности от подножия гор к их вершинам были такими же, как и изменения, наблюдаемые по мере все большего удаления к северу (или к югу) от экватора. Поскольку температура изменяется как с высотой, так и с широтой местности, Мерризм пришел к заключению, что тип растительности в данной местности зависит от температуры (рис. 4.5).

Теперь мы знаем, что это заключение было слишком упрощенным, поскольку влажность имеет для растительности столь же большое значение, как и температура (рис. 4.6). Для поддержания роста больших деревьев необходимы обильные дожди; чем меньше осадков, тем беднее растительность, последовательно изменяющаяся от сообществ, в которых доминируют сначала небольшие деревья, затем кустарники, травы и наконец, разбросанные там и сям кактусы или другие пустынные растения; в некоторых местах осадков так мало, что растения там вообще отсутствуют.

Еще один фактор, оказывающий влияние на распределение организмов, – это почва. Почва образуется в результате разрушения подстилающей материнской (коренной) породы и добавления к этому минеральному компоненту органического вещества, главным образом мертвых растений или их частей. Таким образом содержание в почве тех или иных минеральных веществ зависит от состава материнской породы; при отсутствии каких-либо необходимых минеральных веществ, растения будут расти плохо, несмотря на наличие всех других факторов. Органические соединения, содержащиеся в почве, создают запас биогенных элементов, вовлекаемых в круговорот; кроме того, они служат своеобразной «губкой», впитывающей дождевую воду и сохраняющей ее в почве, где она продолжает оставаться доступной растениям, а не стекает в реки.

В трех следующих разделах мы рассмотрим, каким образом температура и влажность определяют тип растительности в данной области и как виды, входящие в состав каждого биома, приспособлены к преобладающим в нем условиям. Мы начнем с экватора и будем двигаться от него к полюсам.

4.2. Тропики

Тропический дождевой лес – самый богатый из всех биомов, т.е. отличается наибольшим разнообразием видов в каждом данном районе. Эти леса встречаются там, где количество осадков и температура круглый год держатся на высоком уровне, создавая идеальные условия для роста растений; для этих лесов характерна также жесточайшая конкуренция между растениями за «место под солнцем» (рис. 4.7). Растения дождевого леса обладают разнообразными адаптациями, которые дают им «фору» по сравнению с их соседями. Высокие деревья, достигающие 35–50 м, служат опорой для вьющихся лиан и более мелких растений, которые вырастают на минеральной пыли и растительном опаде, скапливающемся в развилках деревьев, а не на самой лесной почве. До уровня земли доходит менее 0,1% солнечного света; для большинства растений там слишком темно, так что под деревьями почти ничего не растет. Густые заросли встречаются только вдоль берегов рек и на других светлых прогалинах, где нет высоких деревьев и где солнечный свет доходит до земли.

Многие животные, населяющие тропический дождевой лес, имеют очень яркую окраску; они обитают главным образом на вершинах деревьев, где больше



Рис. 4.7. Тропический лес. *Вверху слева.* Тепло и влажность в течение всего года создают климат, идеальный для пышного роста растений. *Внизу слева.* В дождевом лесу мы странным образом чувствуем себя «как дома», потому что многие из встречающихся в нем растений часто выращивают в комнатных условиях. Орхидеи и попугаи создают яркие пятна в мрачноватом тропическом лесу.

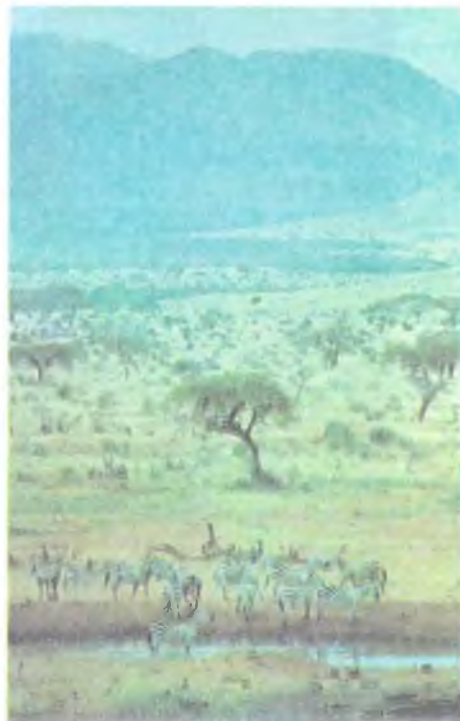


Рис. 4.8. Саванна с разбросанными там и сям деревьями акации и пасущимся стадом зебр. (Biophoto Associates)

всего пищи. Земля покрыта лишь тонким слоем подстилки — гниющими листьями, экскрементами и разного рода остатками. Высокая температура и влажность создают идеальные условия для роста бактерий и грибов, разлагающих весь этот материал, так что в дождевых лесах почти не бывает неперепревшего опада. Корни деревьев должны сразу поглощать минеральные вещества, высвобождающиеся в результате разложения, потому что сильные дожди быстро вымывают из почвы все непоглощенные минералы и уносят их в реки.

Если тропический дождевой лес вырубают и сжигают, как это обычно практикуется многими обитающими в таких лесах племенами, то дожди быстро вымывают все минеральные вещества и почва становится менее плодородной. Племя переходит на другое место, оставляя за собой выжженное пространство и предоставляя окружающему лесу постепенно вновь превратить его в лес в результате естественного возобновления. В последнее время, однако, развивающиеся государства усиленно вырубали принадлежащие им дождевые леса, с тем чтобы прокормить быстро растущее население. (Согласно ожиданиям, 90% прироста населения земного шара в ближайшие 20 лет будет происходить за счет племен, населяющих тропические дождевые леса.) Если сведение этих лесов будет продолжаться нынешними темпами, то многие виды организмов вымрут, прежде чем мы успеем хотя бы узнать об их существовании.

Экологов очень тревожит эта проблема, и недавно некоторые страны пересмотрели свое отношение к лесу. Бразилия обнаружила, что примерно две трети всех ее земель непригодны для возделывания, и выделила 100 000 кв. км дождевого леса с тем, чтобы использовать их в первозданном виде для отдыха и для научных исследований.



Рис. 4.9. Пустыня в горах Невады. Ввиду недостатка влаги растения находятся на больших расстояниях друг от друга. Их мелкие толстые листья адаптированы к сохранению воды, а ко-

лючки отпугивают животных, не давая им возможности использовать эти растения в качестве источника влаги. (William Camp)

Для областей, несколько более удаленных от экватора, характерно наличие четко выраженных дождливого и засушливого периодов; при меньшем количестве влаги деревья растут менее быстро. В таких областях с хорошо выраженными периодами засухи деревья даже сбрасывают листву в сухое время года. В еще более сухих областях находится *саванна*, где растут травы и редкие деревья (рис. 4.8). Саванны расположены во внутренних частях материков, особенно в Африке. Здесь обитают большие популяции травоядных млекопитающих, таких, как газели, гну и зебры, питающиеся травянистой растительностью.

Главные *сухие пустыни* земного шара находятся примерно на 30° с. и ю. ш., там, куда опускается сухой воздух, нагретый на экваторе. Весь день с безоблачного неба льются на землю солнечные лучи, но с наступлением темноты может стать довольно холодно, так как тепло быстро рассеивается. Многие растения, обитающие в пустыне, запасают воду в тканях или сбрасывают листья во время сухого сезона (рис. 4.9). Большая часть животных пустыни проводит день в прохладных подземных норах, избегая таким образом потери воды путем испарения. Ночью, когда зной спадает, животные выходят на поверхность и поедают запасавшие воду растения, получая из них необходимую влагу; кроме того, они сберегают влагу, выделяя концентрированную мочу и сухие экскременты.

Многие наши комнатные растения вывезены из тропических дождевых лесов. Большинство растений умеренного пояса не могут выжить в наших квартирах, где слишком тепло и где им недостает света. Однако растения дождевых лесов адаптированы к гораздо более высокому содержанию влаги в воздухе, чем мы им можем обеспечить у себя дома. Условия в наших домах ближе всего к усло-



Рис. 4.10. Частые туманы - важный источник влаги для этих лесов из секвойи, покрывающих прибрежные районы Калифорнии. Секвойя способна поглощать влагу через листья. (Paul Feeny)

виям пустыни, однако многие растения пустынь мало привлекательны, потому что растут они медленно, а цветут редко; цветоводы постоянно заняты поисками интересных растений, которые могли бы расти и цвести в сложных условиях обычной городской квартиры.

4.3. Умеренный пояс

К северу и югу от тропиков и примыкающих к ним пустынь лежат *умеренные пояса*, названные так потому, что температура в этих областях редко достигает крайних значений, типичных для тропических и полярных областей. Леса растут в тех районах умеренного пояса, где выпадает достаточное количество дождей, чтобы обеспечить рост деревьев. Эти леса весьма разнообразны. Один из крайних типов представляют собой дождевые леса, такие, как леса тихоокеанского побережья Северной Америки, где обильные зимние дожди и летние туманы обеспечивают рост высокоствольных лесов из секвойи в северной части Калифорнии и несколько более низкорослых вечнозеленых лесов на полуострове Олимпия (рис. 4.10). Листопадные леса умеренной зоны состоят главным обра-

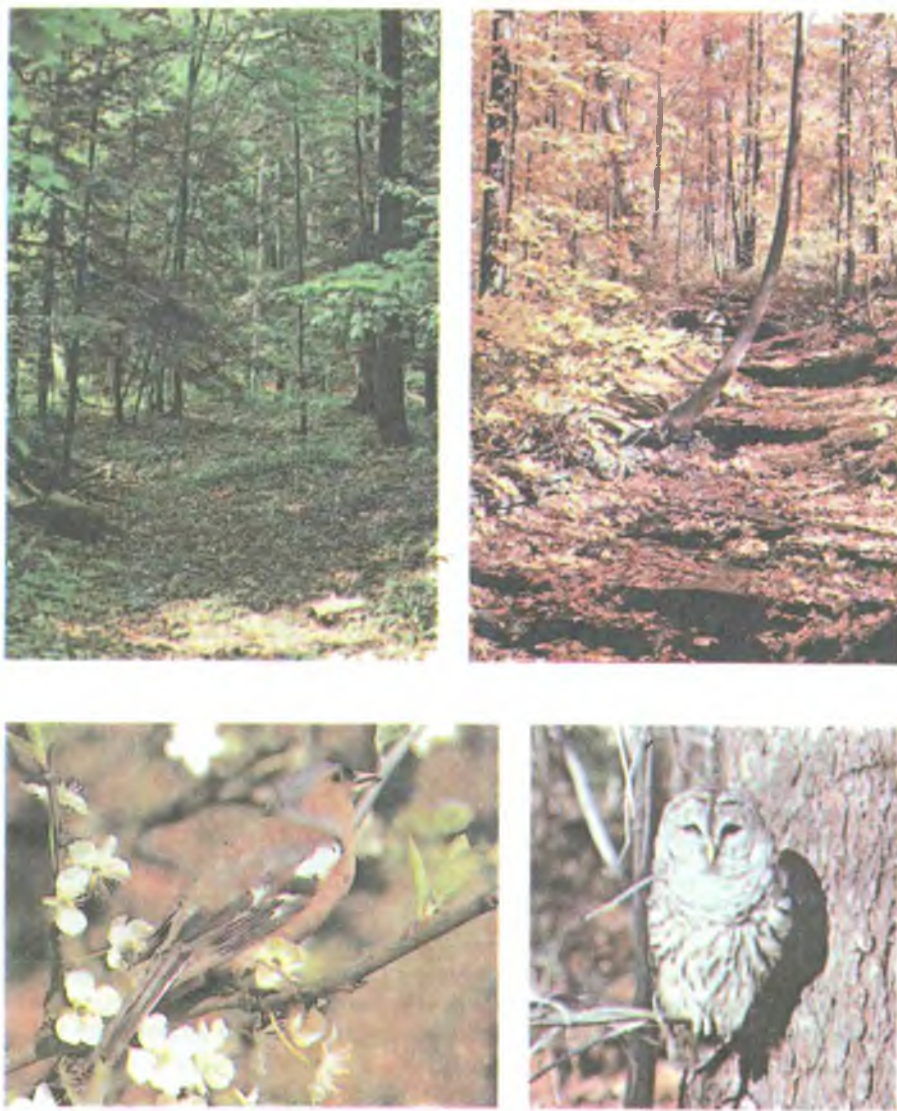


Рис. 4.11. Листопадный лес умеренной зоны весной (вверху слева; Paul Feeny) и осенью (вверху справа) и его обитатели – зяблик (внизу слева; Biophoto Associates) и неясыть (внизу справа).

зом из лиственных деревьев, осенью сбрасывающих листву (рис. 4.11). Большая часть северо-востока США покрыта (или была покрыта) листопадными лесами. На юго-востоке и в некоторых западных районах произрастают вечнозеленые леса умеренного пояса, состоящие в основном из различных видов сосны, адаптировавшихся к росту на неплодородной почве, к засухам и пожарам, часто возникающим в этих местах. Для несколько более засушливых областей централь-

Рис. 4.12. Чапараль в Калифорнии. Многие из растущих здесь кустарников продуцируют химические вещества, убивающие молодые проростки, пробивающиеся под ними; таким образом они устраняют конкуренцию за воду в течение долгого сухого лета. Эти химические вещества очень легко воспламеняются на горячем солнце, чем и объясняются частые пожары на юге Калифорнии. (William Schlesinger)



ной Калифорнии и для некоторых районов юго-западных штатов характерны леса, состоящие из невысоких деревьев, перемежающихся с кустарниками и травянистой растительностью.



Рис. 4.13. Злаковники умеренного пояса. *Вверху.* Прерия в Южной Дакоте (Paul Feeny). *Внизу.* Бизон—один из многих видов копытных (см. табл. 3.4), эндемичных для злаковников. Маленькая черная птичка, сидящая на спине бизона, поедает паразитирующих на нем насекомых (William Camp).

В еще более засушливых областях, таких, как прибрежная часть Калифорнии, мы встречаемся с *чапаралем*, называемым также *кустарниковым сообществом*; это сообщество состоит из вечнозеленых и листопадных кустарников, низкорослых деревьев (в том числе дубов), способных выдерживать засуху и пожары, типичные для этой области (рис. 4.12). Во время пожаров эти кустарники сгорают до основания, но когда наступает осень и начинаются дожди, их корни, сохраняющиеся в почве, дают новую поросль.

Обширные северо-американские *прерии* соответствуют степям Европы и Азии, пампам Южной Америки и вельдам Южной Африки. Эти растительные зоны занимают довольно засушливые области во внутренних частях материков. (Саванны встречаются в сходных, но более жарких областях.) Благодаря толстому слою плодородной почвы значительная часть прерий и степей умеренного пояса земного шара превращена в богатые житницы, засеваемые зерновыми и бобовыми культурами, и лишь небольшая их доля сохранилась в первозданном виде (рис. 4.13).

Пустыни умеренного пояса встречаются в тех местах, где слишком сухо даже для степей, например в дождевой тени высоких горных хребтов. Так, в Большом бассейне Северной Америки имеются обширные области, где не растет почти ничего, кроме полыни, мелких кактусов и некоторых других засухоустойчивых травянистых растений.



Рис. 4.14. Тайга, или северный лес, вокруг горного озера в Канаде. У растущих здесь деревьев игольчатые листья с толстой кутикулой, замедляющей испарение. Это позволяет деревьям переживать долгие зимы, когда земля промерзает и растения не могут возместить потери воды, происходящие в результате испарения через листья.

Животный мир умеренных областей менее разнообразен и менее красочен, чем в тропиках. Здесь много птиц и млекопитающих, и разнообразие их велико, однако амфибий и рептилий, температура тела которых зависит от температуры среды, в умеренном поясе меньше. Даже среди птиц, которые теплокровны, немало видов, мигрирующих зимой в тропики.

4.4. Тайга и тундра

Тайга, или *северный лес*, как ее иногда называют, тянется почти нескончаемым однообразным поясом через всю Канаду и Сибирь. Однообразие ее обусловлено небольшим числом видов деревьев (елей, сосен и пихт), адаптиро-



Рис. 4.15. *Вверху.* Безлесный ландшафт тундры, с многочисленными лужами и ручьями, образующимися при таянии снега. *Внизу.* Северный олень. Олени питаются низкорослой растительностью. (Biophoto Associates.)

вавшихся к крайне холодному климату этих областей (рис. 4.14). Здесь резко выражена смена сезонов. Ввиду очень длительной зимы большая часть осадков выпадает в виде снега. Зимой, когда почва промерзает, деревья не могут восполнять запасы воды, теряемой путем испарения, хотя игловидные листья и их толстая восковидная кутикула замедляют испарение.

К числу обитающих в тайге животных относятся лоси, россомахи, волки, рысь, сурки, белки, кушки и многие перелетные птицы, однако густая холодная тень и незначительное число видов растений резко ограничивают разнообразие животного мира.

К северу от тайги находится безлесная *тундра*, в которой доминируют низкие травянистые растения, карликовые деревянистые кустарники и лишайники (рис. 4.15). Климат здесь слишком холодный, чтобы обеспечить рост деревьев, а слой почвы неглубокий, часто с прослойкой вечной мерзлоты (т.е. никогда не оттаивающей); летом, когда бывает достаточно тепло, почва оттаивает на глубину до нескольких десятков сантиметров. Вегетационный сезон в тундре очень короткий, и поэтому в случае нарушения растительного покрова он восстанавливается медленно. Это было одной из причин, почему экологи возражали против сооружения нефтепровода через Аляску.

Канадские олени, овцебыки и северные олени – самые крупные животные тундры; лемминги, полярные совы, песцы и россомахи также типичны для нее. Летом здесь гнездятся многочисленные перелетные птицы; воздух наполняют полчища желящих насекомых, которые завершают свои короткие жизненные циклы в лужах и ручьях, образующихся в результате таяния снега.

Тайга и тундра существуют не только на крайнем севере (в Южном полушарии их нет, поскольку материки не доходят до таких высоких широт), но и на больших высотах в горах.

4.5. Морские сообщества

Строго говоря, термин *биом* приложим только к наземным сообществам. Существует, однако, много различных водных сообществ, как морских, так и пресноводных, которые аналогичны биомам в том смысле, что они одинаковы независимо от своего местонахождения. Озерные сообщества мы рассмотрим в гл. 5, а здесь кратко опишем некоторые морские сообщества.

Как и на суше, распространение морских организмов зависит от физических и химических факторов. Температура и солнечный свет играют важную роль и в море. Морские организмы не испытывают недостатка в воде, однако в некоторых местах недостаточное количество растворенных в воде минеральных веществ ограничивает обилие живых организмов.

В открытом океане хорошо различимы две зоны жизни. Вблизи поверхности обитает *планктон*, состоящий из мелких, взвешенных в воде организмов. Фотосинтезирующий, т.е. растительный, планктон служит пищей мелким планктонным животным, которых в свою очередь поедают крупные активно плавающие рыбы и киты. Когда организмы, составляющие этот верхний слой, погибают, их тела опускаются на дно океана, обеспечивая пищей другое сообщество – *бентос*, в состав которого входят главным образом животные и бактерии, разрушающие органические вещества. Ни одно растение не может существовать на такой глубине, потому что туда не доходит солнечный свет, необходимый для фотосинтеза. Организмы, обитающие на дне моря, должны выдерживать колоссальное давление, оказываемое на них всей толщей находящейся над ними воды.

Сообщество, обитающее у поверхности моря, в изобилии снабжается сол-

Рис. 4.16. Обитатели скалистого берега, обнажающегося при отливе. Фотосинтезирующие водоросли, а также двустворчатые моллюски ведут сидячий образ жизни, прикрепляясь к камням. При отливе моллюски плотно закрывают свои сине-черные раковины, а во время прилива они раскрывают их, чтобы отфильтровывать пищу из воды. Колючие морские ежи, относящиеся к иглокожим, питаются водорослями.



нечным светом, необходимым растениям для фотосинтеза, однако ввиду недостаточного содержания минеральных веществ, которые также необходимы растениям, в верхних слоях океана живых организмов мало. Жизнь сосредоточена здесь главным образом в районах апвеллинга – местах, где происходит поднятие воды из глубин, сопровождающееся вынесением на поверхность богатых питательными веществами отложений.

На мелководьях обитают разнообразные растения и животные; растения могут прикрепляться к лежащим на дне камням и все же получать при этом необходимый им для фотосинтеза солнечный свет. Эти растения предоставляют убежище и пищу множеству животных (рис. 4.16). На континентальных шельфах (края материков) с их мелководьями и высоким содержанием питательных веществ, сносимых в море реками, на единицу площади приходится очень много организмов. Еще богаче жизнью коралловые рифы мелководных тропических морей, где обилие солнечного света и высокая температура способствуют быстрому росту растений, которые в свою очередь создают благоприятные усло-



Рис. 4.17. Коралловый риф. Риф складывается из известковых скелетов коралловых полипов (кишечнополостные) и известковых отложений, образуемых некоторыми водорослями. Здесь много яркоокрашенных рыб, среди которых немало видов, используемых человеком в пищу. (Steven Webster)



Рис. 4.18. Приливно-отливная зона побережья Мексиканского залива, в которую постепенно вторгаются предместья Гальвестона (Техас), выступающие на заднем плане. (William Camp)

вия для поразительного разнообразия животных (рис. 4.17). Сегодня многим коралловым рифам угрожает гибель вследствие сбрасывания в море нечистот и отходов из близлежащих туристических центров, а также бурения нефтяных скважин.

Прибрежные участки моря представляют собой «инкубаторы» и «питомники» для многих важнейших представителей морских организмов (рис. 4.18). По имеющимся оценкам (для США), половина организмов, добываемых в Тихом океане, и две трети – в Атлантическом океане и Мексиканском заливе, на той или иной стадии своего жизненного цикла связаны с приливно-отливной зоной и эстуариями (устье реки у места впадения ее в море). Эти участки служат также местами гнездования, кормежки и отдыха для перелетных водных птиц, а кроме того, играют роль буферов, предохраняющих от эрозии и наводнений территории, более удаленные от берега. Экологи, которым известно важное, хотя и косвенное значение приливно-отливной зоны для снабжения человека пищей, его безопасности, отдыха и развлечений, встревожены осушением и засыпкой этих участков с целью строительства на них городов и курортов. Такое разрушение местообитаний – самая частая причина вымирания или резкого сокращения численности дикорастущих растений и диких животных.

4.6. Экологическая сукцессия

Большую часть побережья Калифорнии занимает не чапараль, а фермы, дороги и разного рода постройки, и все мы знаем, почему деятельность современного человека приводит к разрушению природных местообитаний: он истребляет растительность, с тем чтобы расчистить место для своих нужд и сопутствующих всем его начинаниям автостоянок. Поэтому когда мы говорим, что тип сообщества в данной местности определяется климатом, мы имеем в виду то сообщество, которое существовало бы в этой местности, если бы ее не тревожили в течение достаточно длительного времени, а не то, которое существует там на самом деле. Сообщество, складывающееся в данной местности

при отсутствии вмешательства извне и остающееся неизменным до тех пор, пока не возникает никаких нарушений, называют *климаксным сообществом*.

В случае разрушения сообщества в результате деятельности человека или стихийных бедствий, таких, как наводнение или пожар, в нем начинается медленный процесс восстановления исходного состояния, известный под названием *сукцессии*. *Сукцессия* представляет собой последовательный ряд изменений, которые в конечном счете приводят к образованию климаксного сообщества (при условии, что дальнейших нарушений не возникает).

Примером сукцессии может служить восстановление климаксного листопадного леса на заброшенном поле в Новой Англии. Когда поле перестают возделывать, оно вскоре зарастает однолетними травянистыми растениями, образующими пестрый ковер: черная горчица, амброзия, одуванчики. Эти «первопроходцы», пришедшие на новое местообитание, быстро разрастаются и производят семена, приспособленные к распространению по относительно обширной территории с помощью ветра или животных. Вскоре здесь появляются более высокорослые растения, такие, как золотая розга и многолетние травы. Поскольку эти пришельцы затеняют землю, а их обширные корневые системы забирают из почвы всю влагу, проросткам видов, попавшим на поле первыми, становится трудно расти. Но точно так же, как эти высокие сорняки заглушают солнцелюбивые первые виды, их в свою очередь затеняют и лишают воды проростки деревьев-пионеров, таких, как пенсильванская черемуха и осина, которые обосновываются медленнее, но, достигнув достаточных размеров, забирают себе львиную долю всех ресурсов (рис. 4.19). Сукцессия на этом не завершается, так как деревья-пионеры не относятся к видам, образующим зрелый климаксный лес; медленно растущие дуб и гикори или бук и клен – виды, которые появляются последними и вытесняют пионеров, затеняя их молодые деревца. Через каких-



Рис. 4.19. Вторичная сукцессия – зарастание заброшенного поля в штате Нью-Йорк золотой розгой, кустарниками и молодыми деревьями. Без вмешательства извне эта местность заросла бы лесом, подобным покрывающему соседние холмы. (Paul Feeny)



Рис. 4.20. Первичная сукцессия – образование почвы из коренной породы. Мхи и отмершие листья скапливаются в расщелинах на стене скалистого ущелья, создавая возможность для укоренения папоротников и мелких цветковых растений. (William Camp)

нибудь сто лет на этом участке восстанавливается видовой состав, примерно соответствующий составу исходного климаксного сообщества.

Сукцессия на заброшенном поле – пример *вторичной сукцессии*, протекающей относительно быстро, потому что она происходит на почве, оставшейся после первоначального климаксного леса. Если почва сильно истощена (как на голых скалах, обнажившихся после отступления льдов, или на застывших потоках лавы), то сукцессия протекает гораздо медленнее, поскольку рост большинства растений становится возможным лишь после образования почвы.

Сукцессию, начинающуюся на голых скалах, называют *первичной сукцессией*. Образование почвы может происходить в результате эрозии поверхности материнской породы под действием кислоты, выделяемой лишайниками, или же замерзания и оттаивания воды, скапливающейся в расщелинах, что вызывает разрушение породы. Отмирающие лишайники вносят, кроме того, во вновь образующуюся почву органическое вещество, а мхи могут закрепиться даже на очень тонком слое остатков лишайников и минеральной пыли. По мере того как мхи все сильнее разрушают породу и добавляют к накапливающейся почве собственный мертвый материал, становится возможным прорастание и рост мелких укореняющихся растений, начинающих процесс, в основном сходный с сукцессией «заброшенного поля» (рис. 4.20).

Сукцессию можно наблюдать даже на городской улице. Мхи, лишайники и сорняки заселяют трещины на тротуарах; в каком-нибудь углу, где скапливаются опавшие листья и грязь, могут вырастать довольно крупные растения, а на требующих ремонта крышах – мхи. Если прекратить уборку и ремонт улиц, то даже центр Манхэттана на протяжении жизни одного поколения может превратиться в лесистую местность, усеянную камнями.

На любом участке земли всегда можно найти хоть какие-то мелкие пятна, на которых происходит сукцессия, вызванная каким-либо нарушением существовавшего положения; это может быть, например, небольшое освещаемое солнцем пятно, появившееся в результате падения большого дерева, куда устремляются пионеры-сорняки, дающие начало сукцессии «заброшенного поля» в миниатюре; небольшой пруд, заполнившийся мертвой листвой, в котором постепенно образуется сообщество, соответствующее по видовому составу окружающему лесному сообществу; горный склон, где произошел оползень; выгоревший участок леса. Существование подобных разнообразных участков, претерпевающих сукцессию, обеспечивает постоянный источник «*странствующих*» растений – быстро растущих сорняков, внезапно появляющихся и так же внезапно исчезающих (рис. 4.21). Семена этих видов могут распространяться на довольно значительные расстояния при помощи ветра или животных. Кроме того, семена многих «странствующих» растений способны в течение длительных периодов находиться в состоянии покоя, прорастая после того, как какое-либо нарушение среды создаст соответствующие условия, например усилит освещенность.

Странствующие виды существуют не только среди растений, но и среди животных. Насекомые, специализированные к питанию одним определенным видом растений, могут путешествовать на большие расстояния, используя хорошо развитые органы чувств в поисках новых мест, где имеется их кормовое растение. Многие проблемы, возникающие в связи с вредителями сельскохозяйственных культур, происходят от странствующих видов, главная защита которых от насекомых состояла в рассеянном распределении и мигрирующем образе жизни (эти растения

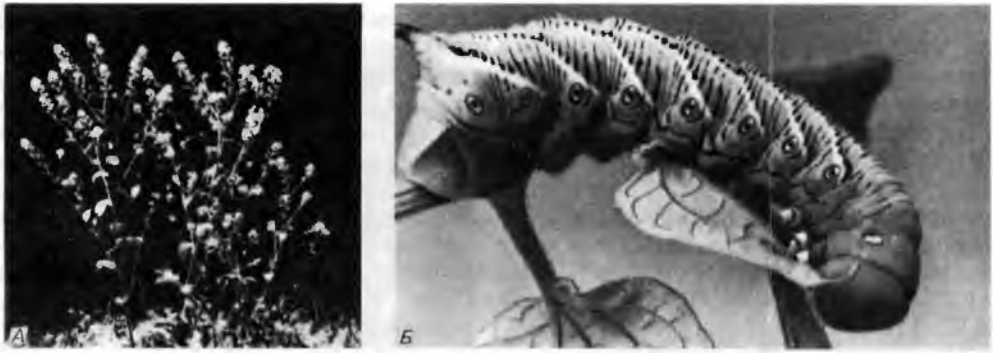


Рис. 4.21. Странствующие виды. А. Сурепица обыкновенная – один из представителей семейства крестоцветных. Б. Гусеница пятиточечного бражника. (Б – Emily Harste.)

никогда не занимали одни и те же участки несколько лет подряд). Засеяв из года в год земельные угодья лишь одной культурой, фермеры создают идеальные условия для таких странствующих насекомых, как совка капустная и листоеды, которым не приходится затрачивать энергию на поиски пищи, а остается только кормиться и размножаться.

При многократных нарушениях среды в данной области она уже не может вернуться к климаксовому состоянию. Владельцы дач и жители пригородов затрачивают массу времени, энергии и сил, непрерывно нарушая сообщество, с тем чтобы на их лужайках оставалось лишь несколько видов низкорослых трав; при этом они постоянно прерывают сукцессию «заброшенного поля» – высокие сорняки, кустарники и светолюбивые проростки деревьев, – которые несомненно возьмут верх, если ослабить бдительность. Во многих районах Среднего запада возвращению к климаксовому лесу препятствовало коренное население Америки: обнаружив, что охота на бизонов, многочисленные стада которых обитали в прериях, гораздо более эффективна, чем охота на одиночных белохвостых оленей в молодых лесах, они специально выжигали леса. В некоторых областях пожары, вызываемые естественными причинами, возникают так часто,



Рис. 4.22. Периодически возникающие пожары определяют тип растительности во многих местах. А. Чапараль в Калифорнии выгорает часто. С наступлением дождей быстро появляется

корневая поросль. Б. Быстрорастущие хвойные замещают лес, погибший от пожара несколько лет назад. (Б – William Schlesinger)

что растительность этих областей никогда не достигает стадии зрелого климакса. Фактически многие виды растений, обитающие в областях, подверженных частым пожарам, настолько адаптировались к ним, что не только выживают, но даже процветают в таких условиях. Всего несколько десятилетий назад люди добросовестно спасали от огня леса и заросли кустарников. Теперь мы понимаем, что пожары – естественный компонент жизни сообществ чапарали, прерий умеренного пояса, сосновых лесов южных и западных районов США и при возникновении пожаров направляем свои усилия на защиту от огня лишь людей и их имущества. Более того, лесничие даже проводят плановые выжигания определенных участков, с тем чтобы обеспечить сохранение естественных сообществ!

4.7. Почему организмы обитают именно там, где они обитают?

Вернемся теперь к вопросу, с которого мы начали наше обсуждение: «Почему организмы обитают там, где они обитают?» Проработав эту главу, можно убедиться, что ответ на этот вопрос связан по крайней мере с тремя факторами. Во-первых, каждому организму необходима особая среда: физические условия (климат и почва), химические условия (например, химический состав почвы) и биотические условия (другие виды организмов) не должны выходить за пределы толерантности данного вида. Во-вторых, распределение организмов зависит от их способности расселяться в области, где имеются соответствующие условия. В-третьих, на распределение организмов оказывает также влияние их эволюционная история (см. «Очерк» в конце настоящей главы).

При изучении сукцессии мы узнали, что виды могут широко распространяться при наличии у них эффективных механизмов для расселения, таких, как семена, переносимые ветром или животными. Однако передвижение данного организма по территории, не обладающей условиями, необходимыми для его выживания, ограничено. Если вновь вернуться к дождевым лесам Африки и Южной Америки и задать вопрос: «Почему эти две области населены различными видами?» – то ответ может быть таков: каждая из этих областей по своему климату в сущности пригодна для роста растений и животных, обитающих в другой области, но их разделяют огромные водные пространства – непреодолимая преграда для распространения большинства видов. Имеются, однако, исключения: например, мелкие пресноводные животные коловратки образуют цисты, которые могут распространяться по всему земному шару. Коловратки очень чувствительны к различиям в химическом составе воды, возникающим в результате растворения в ней различных минеральных веществ, поступающих из почв или материнских пород разных типов. Поэтому коловратки, живущие в дождевой воде, скопившейся в мраморной урне на кладбище в Пенсильвании, могут принадлежать к тому же виду, что и обитающие в мраморной урне в Южной Африке, но отличаться от коловраток из гранитной урны, стоящей на соседней могиле!

Вследствие того что большинство видов не может пересекать океаны, в тропических дождевых лесах разных континентов обитают различные виды. Сходство обитающих в разных областях видов по форме и окраске является результатом *конвергентной эволюции* – развития сходных признаков, обусловленных жизнью в сходных условиях. Так, преимущество, которое дает способность сохранять влагу в пустынных местообитаниях, привело к тому, что в процессе эволюции у растений, растущих во всех пустынях земного шара, возникли сходные признаки, позволяющие им запасать воду. Например, для многих пустынных

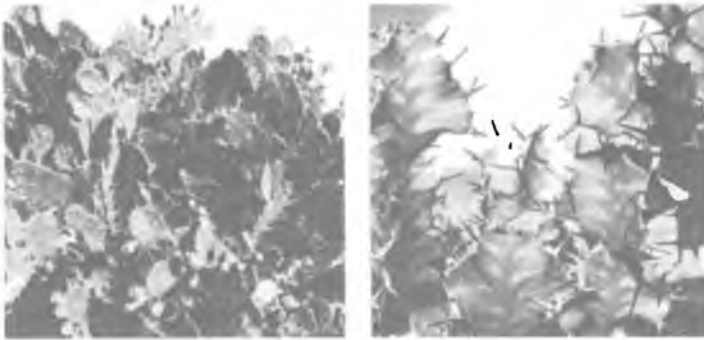


Рис. 4.23. Конвергентная эволюция. Кактус (А) и молочай (Б) возникли в разных областях, но тот и другой обладают сходными адаптациями к своим пустынным местообитаниям: мясистые стебли запасают воду и обеспечивают фотосин-

тез, тогда как листья превращены в колючки и отпугивают животных, которые непрочь воспользоваться содержащимися в растениях драгоценными запасами воды.

представителей семейства кактусовых в Новом Свете и семейства молочайных в Старом Свете характерны толстые стебли, запасающие воду, и листья в виде колючек, препятствующие животным использовать стебли в качестве источников воды (рис. 4.23).

Краткое содержание главы

Распространение организмов определяется наличием подходящих местообитаний и способностью достичь этих местообитаний. Пригодность местообитания зависит главным образом от климата: от интенсивности солнечного света; от температуры, которая в свою очередь зависит в основном от интенсивности солнечного света, и от влажности. Важное значение имеет также содержание питательных веществ в почве или в морской воде.

Состав климаксового сообщества в данной области определяется ее климатом, однако отдельные участки этой области всегда находятся на разных стадиях экологической сукцессии вследствие разного рода нарушений среды. Организмы, адаптированные к жизни в нестабильных сообществах, характерных для ранних стадий сукцессии, обладают эффективными приспособлениями для расселения и поддерживают свое существование, постоянно заселяя новые местообитания по мере их возникновения.

Ограниченная способность к расселению не позволяет большинству организмов занять все возможные местообитания, поэтому в разных частях земного шара мы находим сходные сообщества, образованные похожими видами, которые возникли в результате конвергентной эволюции сходных адаптаций к сходным условиям среды.

Проверьте себя

Выберите наилучший ответ на предложенные вопросы.

1. Одна из причин сходства между воздействием на растительность увеличения высоты над уровнем моря и широты состоит в том, что:

- а) с увеличением как широты, так и высоты температура среды понижается;
 - б) на склонах гор угол падения солнечных лучей меньше;
 - в) над вершинами гор всегда лежат тучи;
 - г) растениям трудно расселяться вверх по склонам гор.
2. Жизнь в поверхностных слоях открытого океана часто ограничивается:
- а) температурой;
 - б) количеством питательных веществ;
 - в) недостатком кислорода;
 - г) наличием воды;
 - д) ни одним из перечисленных факторов.
3. Небольшое озеро, расположенное в листопадном лесу, постепенно заполняется частицами минерального происхождения и опавшими листьями, что приводит к образованию почвы. Перечислите в порядке их последовательности типы растительности, которые будут появляться по мере того, как на этом участке будет происходить экологическая сукцессия, и назовите климаксное сообщество, которое сложится в конечном счете.
4. В прериях Северной Америки и в степях Азии произрастают разные виды травянистых растений, потому что _____. Однако и в тех и в других местообитаниях растут главным образом травы, потому что _____.
5. Какая из перечисленных ниже пар организмов представляет собой пример конвергентной эволюции?
- а) белый медведь и панда;
 - б) дуб и клен;
 - в) волк и австралийский сумчатый волк;
 - г) американский бизон и белохвостый олень;
 - д) скунс и енот.

Вопросы для обсуждения

1. Какое климаксное сообщество характерно для вашей местности? Какие адаптации к климату наблюдаются у местных растений? Как человек использует в своих целях особенности этой местности? Производит ли человек в окружающей среде изменения, несовместимые с климатом и растительностью данной местности? Если да, то в чем они состоят?
2. Южная часть штата Луизиана и северная часть Флориды находятся на таком же расстоянии от экватора, как пустыни Мексики и Техаса. Почему эти районы Луизианы и Флориды не представляют собой пустыню подобно находящимся на той же широте районам Мексики и Техаса?
3. Почему растения тундры менее разнообразны по размерам, чем растения тропических областей?
4. Как, по вашему мнению, следует использовать приливно-отливную зону? Следует ли оставлять ее в естественном состоянии или застраивать и превращать в курортные зоны?
5. Сукцессия на заброшенном поле постепенно замедляется. Объясните, почему это происходит.

6. Почему на небольшой прогалине обитают некоторые виды организмов, отличающиеся от тех, которые встречаются в окружающем климаксном лесу?

Очерк. Дрейф континентов

Как было показано в этой главе, распространение видов в значительной степени определяется имеющимися у них механизмами для расселения. Биологи, однако, давно обнаружили, что некоторые виды со слабой способностью к расселению распространены гораздо шире, чем следовало бы ожидать. Например, двоякодышащие рыбы ограничены пресноводными местообитаниями и не отличаются способностью к расселению на большие расстояния; тем не менее три ныне живущих вида, явно родственные между собой, обитают в Южной Америке, Южной Африке и Австралии. Должны ли мы в самом деле верить, что предковые двоякодышащие рыбы пересекали океаны или же многие тысячи километров негостеприимных земель умеренной и субарктической зон? В оперении нелетающих страусовых птиц – страуса в Африке, нанду в Южной Америке и эму в Австралии – обитают близкородственные нелетающие насекомые-паразиты. Как могла возникнуть такая странная ситуация? Распространение некоторых более древних групп организмов еще более загадочно. Ископаемые остатки представителей вымершего рода растений *Glossopteris* найдены в Южной Америке, Африке, Индии и Австралии (рис. 4.24). Можно представить, что пыльца или семена этих растений переносились ветром через океаны, однако такое объяснение вряд ли удовлетворительно. Для того чтобы объяснить эти и многие другие примеры распространения организмов, биологи выдвигали всевозможные теории, связанные с существованием в прошлом сухопутных мостов ме-

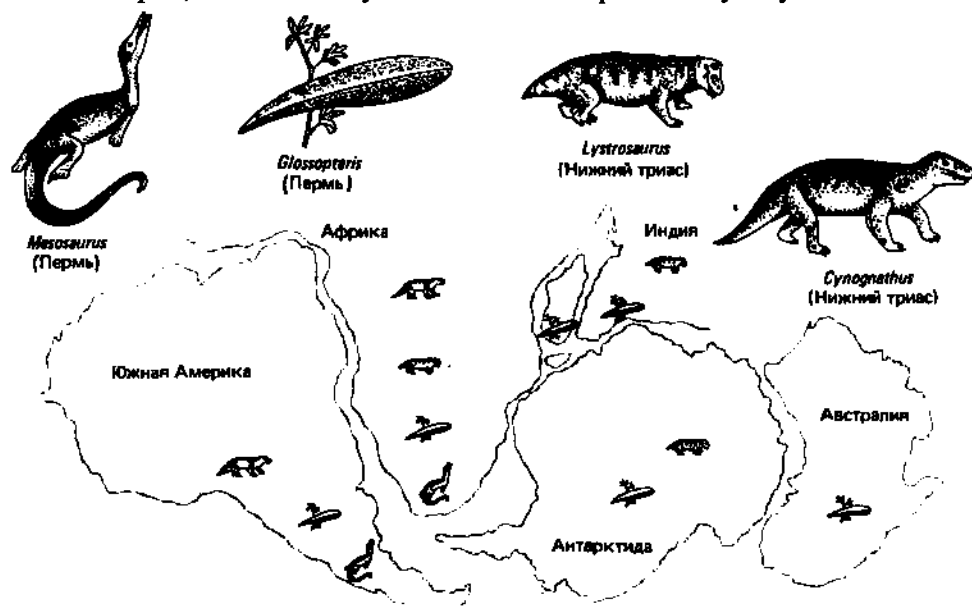


Рис. 4.24. Распространение четырех ископаемых видов, найденных на нескольких южных континентах, позволяющее предполагать, что эти континенты когда-то соединялись друг

с другом. (Перепечатано из Е. Н. Colbert. Wandering Animals, 1973, с разрешения Е. Р. Dutton)

жду континентами или с погружением на дно океана континентов, существовавших в прошлом. Ни одна из этих теорий не была достаточно убедительной.

В шестидесятые годы нашего века в науках о земле произошел переворот, вызванный тем, что всеобщее признание получила теория тектоники плит. Эта теория не только позволяет объяснить большую часть основных черт геологического строения земной поверхности, но и разрешает многие проблемы распространения организмов, которые иначе казались бы загадочными. Та часть теории тектоники плит, которая нас здесь интересует, сводится к тому, что верхний слой земной коры состоит примерно из 15 жестких плит, которые могут сталкиваться, надвигаться одна на другую и погружаться друг под друга. Подвижность этих плит обусловлена тем, что они плавают по мантии – расплавленным глубинным породам, а вместе с плитами перемещаются и континенты.

Теория дрейфа континентов была выдвинута Альфредом Вегенером (Alfred Wegener) в двадцатых годах. Биологи сразу приняли теорию Вегенера, поскольку она давала объяснение странному распространению организмов, описанному выше, однако геологи в то время посмеивались над ней. Теперь геологи понимают, что особенности формирования пород и характер палеомагнетизма служат дополнительным доказательством справедливости этой теории.

При чтении этого очерка полезно заглянуть в геохронологическую таблицу, помещенную на переднем форзаце настоящей книги.

Примерно 200–250 млн. лет назад в перми и триасе континенты, находящиеся в Южном полушарии (Южная Америка, Африка, Антарктида и Австралия), и Индия составляли вместе один большой массив суши, называемый Гондваной (рис. 4.25). Северная Америка, Европа и Азия составляли в это время северный массив суши, называемый Лавразией. А еще раньше сами эти два суперконтинента представляли собой единый массив – Пангею. Остальную часть земного шара занимал океан – предшественник современного Тихого океана. Атлантический, Индийский и Южный, или Антарктический, океаны возникли как расколы в Пангее, образовавшиеся в результате расхождения лежащих под нею плит. Что происходило на Земле до Пангеи – менее ясно, хотя имеющиеся сведения позволяют считать, что континенты также разделились раньше, еще в палеозое.

Гондвана и Лавразия отделились друг от друга в юре; к тому времени эволюция динозавров достигла достаточно высокой ступени, хвойные леса существовали уже на протяжении миллионов лет и появились первые птицы и млекопитающие. Еще до того как началось разделение Гондваны на ныне существующие южные континенты и Индию, динозавры и хвойные завоевали господствующее положение среди живых организмов, вполне утвердились предковые млекопитающие и появились цветковые растения.

После разделения континентов эволюция разных групп организмов пошла различными путями. Сумчатые млекопитающие претерпели адаптивную радиацию и достигли большого разнообразия в Австралии и Южной Америке, тогда как плацентарные млекопитающие (все млекопитающие, кроме однопроходных и сумчатых, см. табл. 3.4) заняли доминирующее положение на других массивах суши. В олигоцене Индия переместилась к северу и столкнулась с Азией; в результате этого столкновения образовался Гималайский хребет. Примерно в это же время происходило разделение Лавразии. На ней уже существовали рукокрылые, хищные, приматы, копытные, грызуны и многие другие группы млекопитающих. Таким образом, неудивительно, что североамериканские, азиатские и европейские млекопитающие связаны между собой более близким родством, чем млекопитающие любого из этих континентов с млекопитающими Южной Америки или Австралии.



А



Б



В

Рис. 4.25. Современные континенты возникли из единого массива суши Пангеи, существовавшей в палеозое, в результате дрейфа континентов (показан стрелками). А. Пангея; конец палеозоя, 230 млн. лет назад. Б. Лавразия и Гондвана; мезозой, 180 млн. лет назад. В. Нынешние континенты (за небольшими исключениями) сформировались в конце мезозоя, 110 млн. лет назад.

Глава 5

Экосистемы

Проработав эту главу вы должны уметь:

1. Дать определение экосистемы, перечислить ее важнейшие и второстепенные компоненты и описать роль каждого из них.
2. Указать источник, из которого большая часть экосистем получает энергию.
3. Построить схему простой пищевой сети и описать потоки биогенных элементов и энергии через эту сеть; правильно указать трофический уровень каждого компонента данной экосистемы.
4. Дать определение продуктивности экосистемы и перечислить факторы, ограничивающие продуктивность сообществ различных типов.
5. Объяснить смысл утверждения, что экосистема получает энергию и теряет ее, тогда как элементы питания совершают в ней круговорот; примерно представлять себе, какая часть энергии, поглощаемой организмами на каждом трофическом уровне, действительно расходуется на рост.
6. Построить схему простого круговорота какого-либо из элементов питания.
7. Сформулировать различие между олиготрофным и эвтрофным озером.
8. Описать события, происходящие при загрязнении олиготрофного озера элементами питания или при тепловом загрязнении.
9. Описать, до какой степени можно «очистить» загрязненный водоем.

В гл. 4 говорилось о том, что тропический дождевой лес или прерия могут тянуться на многие тысячи километров. Из соображений удобства экологии обычно изучают более мелкие единицы, например какой-либо склон, озеро или поле. Целесообразность изучения таких единиц осознал еще в 1887 г. Стефен Форбс, биолог, работавший в «Иллинойском обозрении естественной истории», когда писал:

Озеро... образует небольшой замкнутый мирок, некий микрокосм, в котором действуют все основные факторы и в полную силу разворачиваются все жизненные события, но в столь небольшом масштабе, что наш разум в состоянии охватить их целиком... Если, например, кому-то потребова-



Рис. 5.1. Озеро образует частично изолированную экосистему, ограниченную своими берегами.

лось изучить черного окуня, то нельзя ограничиваться исследованием только самого этого вида. Совершенно очевидно, что необходимо изучить также те виды, от которых зависит его существование и те разнообразные факторы, от которых зависит существование этих последних.

В наши дни озеро Форбса или любую другую более или менее четко ограниченную единицу, размеры которой достаточно малы, чтобы было возможным ее доскональное изучение, мы назвали бы *экосистемой* (рис. 5.1). В статье Форбса указаны также и другие характеристики экосистемы: во-первых, она складывается из всех организмов, обитающих в данном районе, и из окружающей их физической и химической среды; а, во-вторых, все компоненты экосистемы взаимодействуют между собой и влияют друг на друга, так что изучение данной экосистемы в самом деле представляет собой трудную задачу. В целях удобства мы обычно рассматриваем экосистему как изолированную единицу, однако фактически различные компоненты постоянно перемещаются из одной экосистемы в другую, как при смывании почвы и листьев в озеро или миграциях птиц между их летними и зимними местообитаниями.

Кроме природных экосистем существуют также искусственные экосистемы, как, например, космическая станция, аквариум или вазон с комнатными растениями. Ферму часто рассматривают как экосистему, потому что для эффективного ведения хозяйства на ферме необходимо учитывать взаимодействия между культурными растениями, удобрениями, пестицидами, почвой, климатом и природными флорой и фауной.

В этой главе мы рассмотрим живые и неживые компоненты экосистемы, роль каждого из них и сложные взаимодействия, связывающие их воедино. В заключение дается более подробный разбор одной из экосистем – озера.

5.1. Основные компоненты экосистем

В число основных компонентов экосистем входят вода, двуокись углерода, различные неорганические вещества, кислород (в большинстве случаев) и разные виды организмов (рис. 5.2). Кроме того, экосистемы должны непрерывно снабжаться энергией.

Энергия. Энергетический кризис, который пришлось пережить многим странам в середине семидесятых годов, ясно показал, что в функционировании си-



Рис. 5.2. Всем экосистемам необходима вода, неорганические вещества (в конечном итоге происходящие из материнских пород), живые организмы и источник энергии, обычно солнечный свет.

стемы во всех ее звеньях, будь то отдельный организм, человеческое общество или экосистема, важнейшую роль играет энергия. Энергия существует в различных формах и способна переходить из одной формы в другую. Например, на электростанции происходит превращение химической энергии, заключенной в каменном угле или нефти, в электрическую энергию, которая в свою очередь может перейти в световую энергию электрической лампочки.

Такие превращения энергии подчиняются физическим законам, известным под названием *законов термодинамики*. Первый закон термодинамики гласит, что при всех таких превращениях энергия не возникает и не исчезает; общее количество энергии остается неизменным. Однако, согласно второму закону термодинамики, при каждом таком превращении некоторое количество полезной энергии переходит в бесполезную тепловую энергию. Например, электрическая лампочка, вскоре после того как ее включили, нагревается, а электростанция сбрасывает огромные количества ненужного тепла в реку или озеро, вода которых используется для охлаждения турбин. Поэтому всякий раз, когда энергия переходит из одной формы в другую, количество полезной энергии уменьшается. При каждом переходе сохраняется лишь небольшая доля полезной энергии, имевшейся на предыдущей стадии, так что после всего лишь нескольких переходов количество полезной энергии может сильно сократиться (некоторые примеры приводятся в дальнейших разделах этой главы).

На житейском языке законы термодинамики можно выразить следующим образом:

Первый закон: нельзя выиграть больше, чем вложил.

Второй закон: нельзя даже «остаться при своих».

Эти законы приложимы как к живым организмам, так и к неживым системам.

Энергия и вещество в экосистемах. Солнце служит изначальным источником энергии почти для всего живого на Земле. Энергия солнечного света поступает в сообщество живых организмов через посредство *зеленых растений*,



Рис. 5.3. Солнце служит изначальным источником энергии для большинства экосистем земного шара. Растения используют энергию солнечного света для создания питательных веществ в процессе фотосинтеза. За счет его энергии про-

исходит испарение воды с поверхности океанов. Эта вода в конечном счете выпадает на сушу в виде дождя или снега, обеспечивая необходимой влагой наземные экосистемы.

которые наряду с некоторыми бактериями и протистами обладают способностью к фотосинтезу. В процессе *фотосинтеза* зеленые растения используют энергию солнечного света для превращения двух простых соединений с низким содержанием энергии (двуокись углерода и вода) в более сложные органические соединения, в которых часть солнечной энергии запасена в форме химической энергии. В процессе фотосинтеза в качестве побочного продукта образуется кислород. Для осуществления фотосинтеза и создания сложных органических веществ зеленым растениям необходимы не только солнечный свет, вода и двуокись углерода, но и небольшие количества некоторых *минеральных* элементов, растворенных в воде, окружающей водные растения, или в почвенной влаге, окружающей корни наземных растений.

Органические вещества, образующиеся в процессе фотосинтеза, могут затем служить источником энергии для самого растения или же для какого-либо организма, который поедает это растение и тем самым присваивает питательные вещества, содержащиеся в растении, используя их для удовлетворения собственных потребностей. Высвобождение заключенной в пище энергии происходит в процессе *дыхания*. Для дыхания необходим кислород, а в результате этого процесса образуется энергия (частично это полезная энергия, которую можно использовать на совершение работы, а частично бесполезная тепловая энергия), двуокись углерода и вода – исходные продукты фотосинтеза! Комплементарный характер фотосинтеза и дыхания можно выразить в виде двух уравнений (стрелка обозначает «продуцирует» или «дает»):

Фотосинтез:

Двуокись углерода + Вода + Энергия → Органические вещества + Кислород

Дыхание:

Органические вещества + Кислород → Двуокись углерода + Вода + Энергия

(Химизм этих процессов подробно описан в гл. 11 и 12.)

Органические вещества – это не только источник энергии, но также и материал, используемый организмом для построения своих тканей. Итак, мы видим, что вещество и энергия в процессе фотосинтеза образуют единое целое; продукты фотосинтеза могут переходить от зеленых растений к другим организмам, составляющим данную экосистему. В конечном счете, однако, продукты фотосинтеза расщепляются в процессе дыхания, а высвобождающаяся при этом энергия используется, вероятно, для одного из процессов, перечисленных в табл. 5.1. Химические компоненты пищи – двуокись углерода, вода

Таблица 5.1. Некоторые виды активности организмов, требующие затраты энергии

Получение питательных веществ и энергии
 Поддержание целостности организма и его функций
 Перенос материалов в пределах организма
 Реакции на внешние раздражители
 Движение
 Развитие
 Рост
 Размножение

и неорганические вещества – могут вновь использоваться зелеными растениями, так что вещество в данной экосистеме может совершать бесконечный круговорот. Однако содержащаяся в пище энергия не совершает круговорота, а шаг за шагом превращается в бесполезную тепловую энергию (рис. 5.4). Поэтому экосистеме необходим постоянный приток энергии извне.

Экосистемы, знакомые практически каждому, – это *пастбищные экосистемы*, в которых основным источником пищи служат живые зеленые растения. Однако некоторые экосистемы почти совсем или совсем лишены света, а поэтому живых растений в них очень мало или нет вообще. Примерами служат морское дно на больших глубинах или сильно затененный лес, а также лесные озера или ручьи. В этих *детритных экосистемах* источником пищи служат зеленые растения, растущие на более освещенных участках. Организмы, обитающие в лесных ручьях, питаются за счет листьев и веток, падающих с растущих над ними деревьев. Что касается обитателей глубин океана, то они также питаются за счет мертвых организмов, опускающихся вниз из верхних слоев воды. Однако и для них первичным источником энергии служит

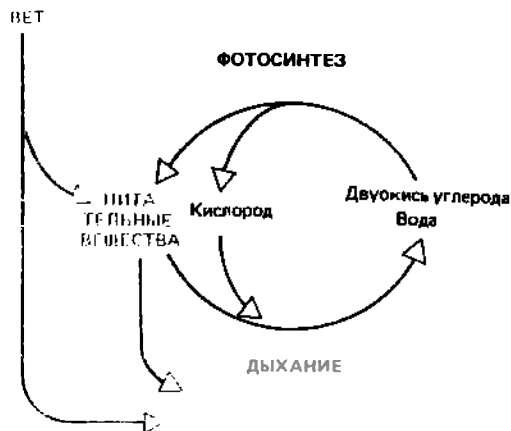


Рис. 5.4. Суммарный поток энергии (цветные стрелки) и веществ (черные стрелки) в экосистеме. При каждом превращении энергии некоторое количество полезной энергии (в данном случае световой и химической) переходит в бесполезную тепловую энергию.



Рис. 5.5. Важнейшими живыми компонентами любой экосистемы служат продуценты – травянистые растения, кустарники и деревья (А) и ре-

дуценты (Б) как, например, это белое коралло-видное плодовое тело рогатика, растущего на лесной подстилке. (William Camp)

Солнце. Некоторые бактерии для создания необходимой им пищи используют не энергию солнечного света, а энергию, высвобождающуюся при химических реакциях (см. разд. 3.1). На долю этих продуцентов приходится, однако, очень незначительная часть общего количества энергии, связываемой живыми организмами всего земного шара; если бы Солнце завтра погасло, то жизнь в ее нынешнем виде прекратилась бы довольно быстро.

Экологические роли, выполняемые различными организмами. Зеленые растения называют *продуцентами*, потому что они сами создают для себя пищу (рис. 5.5, А). На первый взгляд кажется, что зеленые растения независимы от



Рис. 5.6. Помимо продуцентов и редуцентов в большинство экосистем входят также растительноядные животные, как эта лосиха (А),

и хищники, как эта белая цапля, питающаяся лягушками (Б). (Б – William Camp)

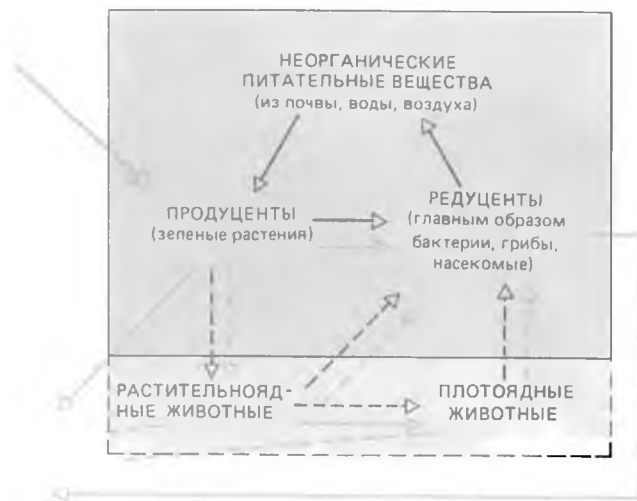


Рис. 5.7. Основные компоненты экосистемы. Цветными стрелками показан поток энергии, черными – круговорот питательных веществ. Сплошными стрелками обозначены компоненты самоподдерживающейся экосистемы.

В большинство экосистем входят также животные (перерывистые стрелки). Во всех экосистемах непрерывно происходит потеря энергии в форме тепла.

других организмов; однако если бы на Земле существовали только зеленые растения, то в конце концов все минеральные вещества оказались бы связанными в этих растениях (во многих случаях – в их мертвых телах) и рост растений прекратился бы. Этого не происходит, потому что другие организмы – *редуценты* – используют питательные вещества, заключенные в мертвых растениях, в качестве источника энергии и пищи и при этом разлагают органические соединения на более простые неорганические соединения, которые способны поглощать и использовать живые растения. К редуцентам относятся бактерии и грибы (рис. 5.5, Б), а также животные, питающиеся падалью, например некоторые насекомые и черви.

Экосистема могла бы существовать неопределенно долго, если бы в ее состав входили только продуценты и редуценты. Однако обильные запасы энергии и элементов питания, заключенные в организмах живых продуцентов, потребляются в большинстве природных экосистем не только редуцентами, но и разнообразными консументами. К консументам (рис. 5.6) относятся *растительноядные* (животные, питающиеся растительной пищей), *плотоядные* (животные, поедающие других животных), *всеядные* (животные, потребляющие как растительную, так и животную пищу), а также паразиты.

На основе изложенного выше мы можем построить схему, отражающую взаимоотношения между главными компонентами экосистем (рис. 5.7).

5.2. Пищевые сети и поток энергии

Изучая особенности питания живых организмов, составляющих ту или иную экосистему, можно построить *пищевую сеть*, показывающую потоки энергии и элементов питания от одного организма к другим (рис. 5.8). Энер-

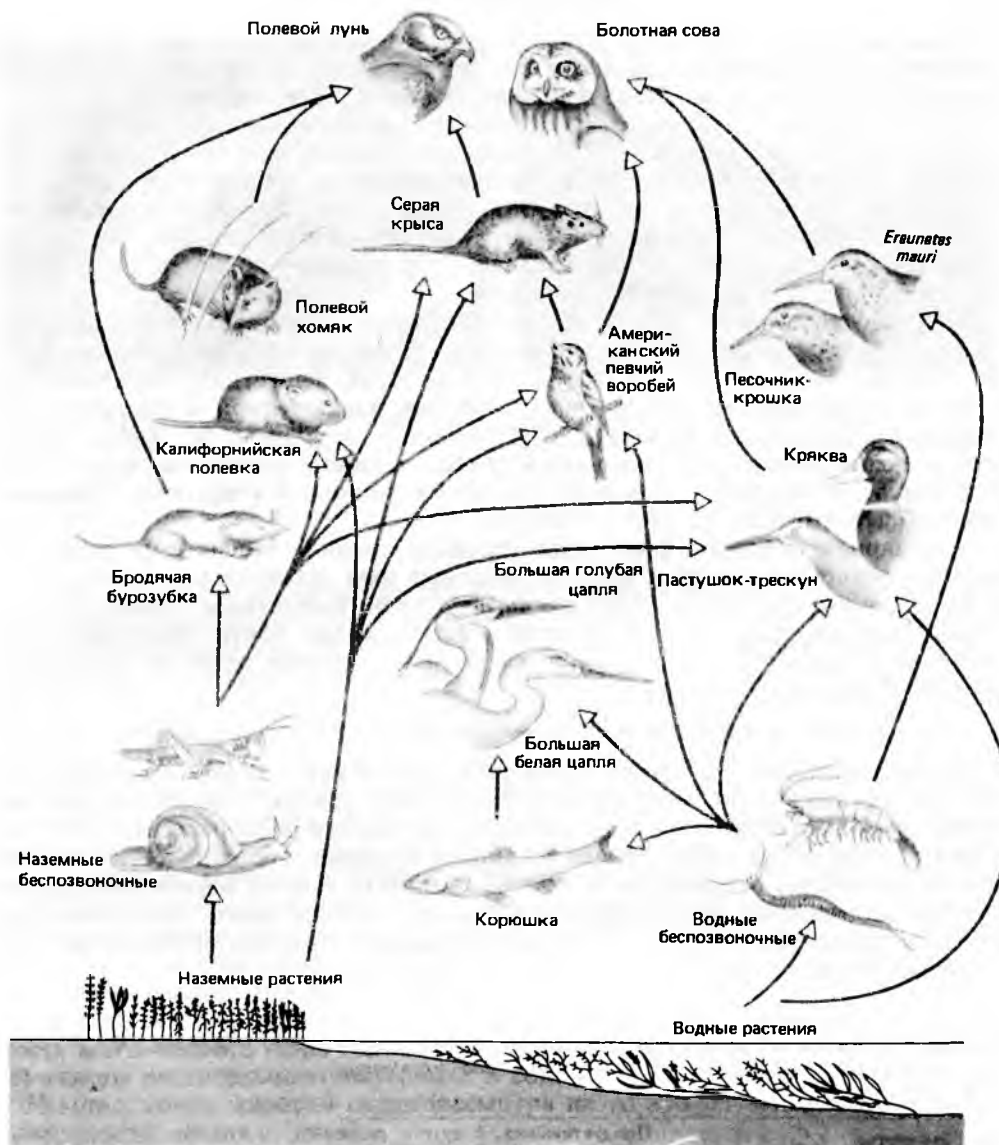


Рис. 5.8. Пищевая сеть соленого марша. Эта схема показывает, в частности, что полевки, крысы, воробьи и пастушки питаются наземными растениями; крысы поедают воробьев (главным образом яйца и птенцов), а полевой

лунь поедает крыс. Все изображенные на схеме организмы поставляют пищу различным редуцентам. (R. F. Johnson, Wilson Bulletin, 68, 91, 1956)

гия и элементы питания поступают в пищевую сеть одновременно в результате фотосинтеза, когда растения запасают энергию солнечного света, синтезируя из простых соединений (двуокиси углерода и воды) сложные органические соединения. Растения становятся пищей для растительноядных животных, а растительноядные в свою очередь — для плотоядных. Так происходит пере-

нос энергии в пищевой сети. Каждый организм использует большую часть энергии, содержащейся в его пище, на поддержание собственных процессов жизнедеятельности, и на долю хищника остается очень немного.

Разные уровни питания в экосистеме называют *трофическими уровнями* (от греч. *трофе* – питание, пища). Первый трофический уровень образуют продуценты (растения), второй – первичные консументы (растительноядные животные), третий – вторичные консументы (плотоядные, поедающие растительноядных) и так далее. Многие животные питаются более чем на одном трофическом уровне, поедая как растения, так и первичных консументов или как первичных, так и вторичных консументов (см. рис. 5.8).

Поток энергии через экосистему можно измерить в разных ее точках, установив тем самым, какое количество солнечной энергии получает данная система; сколько энергии содержится в органических веществах, образованных в процессе фотосинтеза; какую часть энергии, заключенной в растительном материале, может использовать растительноядное животное; какую часть этой энергии успевает использовать растительноядное, прежде чем его съедает плотоядное, и так далее, от одного трофического уровня к другому. Разберем ответы на некоторые из этих вопросов.

Суммарная скорость, с которой растения данной экосистемы запасают энергию солнечного света в виде создаваемых ими органических веществ, называют *общей первичной продуктивностью* этой экосистемы. Примерно половина энергии, запасенной в процессе фотосинтеза, почти немедленно используется самим растением для дыхания; остальная энергия составляет *чистую первичную продукцию*:

Чистая продукция Общая продукция Затраты на дыхание

Поскольку энергия и элементы питания поступают в живые системы вместе, чистую первичную продуктивность (чистый прирост энергии в единицу времени) можно определить как скорость увеличения веса растения (т.е. как количество вещества, добавляемое в единицу времени; это количество эквивалентно количеству энергии, но его легче измерить). Чистая первичная продукция (новообразовавшийся растительный материал) – это пища, доступная растительноядным животным; она бывает различной в разных сообществах или в разных биомах (табл. 5.2).

Таблица 5.2. Чистая первичная продуктивность некоторых крупных сообществ¹ (R.H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, N.Y. 1975)

Тип сообщества	Продуктивность, г сухого растительного материала на 1 м ² /год
Коралловые рифы	2500
Тропический дождевой лес	2200
Лес умеренного пояса	1250
Саванна	900
Тайга (северный лес)	800
Возделываемые земли	650
Континентальный шельф	360
Тундра	140
Открытый океан	125
Голая пустыня	3

¹ Перечисленные в таблице сообщества охарактеризованы в 4.



Рис. 5.9. Недостаток воды ограничивает продуктивность пустыни. А. На этом участке Долины Смерти растения растут только по пересохшему руслу реки. Здесь после редких дождей скапливается вода, обеспечивающая эти расте-

ния влагой в течение всего долгого засушливого периода. Б. Искусственное орошение значительно повышает продуктивность на этой площадке для игры в гольф, находящейся в Долине Смерти. (Б – William Camp)

Почему продуктивность так сильно варьирует в разных местах? Как уже говорилось, растениям для их роста необходим ряд ресурсов. Если одного из них в данной среде недостаточно, то он становится *лимитирующим фактором*. Например, в пустыне таким лимитирующим фактором обычно бывает недостаток воды (рис. 5.9), а в тундре – низкая температура. (Температура имеет важное значение, потому что процессы, такие, как фотосинтез, дыхание и рост, у большинства живых организмов протекают быстрее при температуре от 20 до 40°C.) Продуктивность океанов зависит от наличия элементов питания, солнечного света и тепла. Коралловые рифы, образующиеся только в теплых мелководных морях, в изобилии получают биогенные элементы, высвобождающиеся из мертвых растений и животных, живущих на рифах. Большая часть открытого океана, если даже он и теплый, бедна элементами питания. Континентальные шельфы (материковые отмели) – относительно узкие полосы мелководья, окаймляющие материковые массивы, – более продуктивны, потому что биогенные элементы приносятся в них реками.

Для тех, кого интересуют цифры, укажем, что чистая первичная продуктивность всего земного шара составляет примерно 170 млрд. тонн (по сухой массе) нового растительного материала в год; из них 115 млрд. тонн дает суша и 55 млрд. тонн – мировой океан (несмотря на то что он занимает почти 70% поверхности земного шара).

Это может показаться удивительным, но процесс фотосинтеза, в результате которого образуются такие огромные количества растительного материала, связывает лишь около 0,5% всей энергии, излучаемой Солнцем на Землю в форме видимого света. Кроме того, как и следовало ожидать, исходя из второго закона термодинамики, лишь небольшая доля из этих 0,5% передается консументам и редуцентам. Всякий раз, когда происходит превращение энергии – энергии солнечных лучей в химическую энергию пищи, этой последней – в энергию, необходимую для поддержания жизнедеятельности организма, – некоторая доля полезной энергии рассеивается в виде бесполезной тепловой энергии. Помимо этого потери энергии имеют место на каждом этапе ее прохождения по пищевой сети: каждый организм использует некоторое количество энергии на поддержание собственного существования и на рост, оставляя все

меньше энергии, доступной организмам следующего трофического уровня, а организмы на каждом из этих уровней удивительно неэффективны в смысле улавливания даже этого малого количества энергии. Примерно половина энергии, связываемой растениями и высвобождаемой затем в процессе дыхания, расходуется ими на поддержание собственного существования и лишь оставшаяся половина идет на рост и размножение (т.е. на создание нового растительного материала) (рис. 5.10). Растительноядные организмы потребляют до 10% создаваемого каждый год растительного материала, и далеко не вся их пища идет на создание новых растительноядных организмов. Так, например, у гусеницы, питающейся листьями, в кишечнике всасывается только половина съеденного ею растительного материала; остальное выделяется в виде экскрементов. Кроме того, большая часть питательных веществ, всасываемых в кишечнике, расходуется на дыхание и лишь около 15% в конечном счете идет на построение новых тканей гусеницы. Другие животные превращают пищу в новые ткани с большей или меньшей эффективностью, чем гусеницы; в общем животные расходуют на рост примерно 0,5–12% энергии, получаемой ими с пищей (рис. 5.11).

Потеря энергии на каждом трофическом уровне означает, что на высших трофических уровнях количество ее невелико (см. рис. 5.10). Поэтому пищевые сети редко состоят более чем из 4–5 трофических уровней: растения, растительноядные и два или три уровня плотоядных. Такие животные, как, например, волки или тигры, находятся на самой вершине пищевой сети, питаются растительноядными или мелкими плотоядными животными. Волку иногда приходится проделывать по 30 км в день, чтобы добыть себе пищу, а площадь индивидуальной территории тигра может достигать 300 кв. км. Любому животному, которое оказалось бы на еще более высоком трофическом уровне, поедая волков или тигров, пришлось бы покрывать в несколько раз большую площадь, чтобы отыскать свою сильно рассеянную добычу; при этом количество энергии, затрачиваемое на поиски пищи, значительно превышало бы то ее количество, которое животное могло бы получить из этой пищи. Организмы, питающиеся на этих хищниках высшего порядка – паразитические черви и блохи, – фактически получают только жалкие крохи от «энергетического пирога» экосистемы.

Значение связей между организмами, образующими пищевую сеть, на первый взгляд, не всегда очевидно. Один из примеров скрытой связи в пищевой сети разобрал в пятидесятых годах эколог Ламонт Коул (Lamont Cole). Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) пыталась бороться с малярией на Калимантане (один из островов в Индонезии), опрыскивая местность ин-

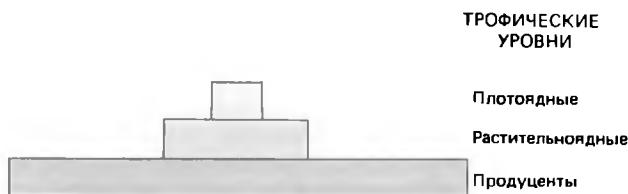


Рис. 5.10. Пирамида энергии для экосистемы одной из рек на юге США, демонстрирующая количество энергии, доступное на каждом трофическом уровне. На уровне растительноядных энергии гораздо больше, чем на уровне плотоядных, так как каждое плотоядное животное, чтобы выжить, должно съесть большое число растительноядных; потери энергии при переходе с одного трофического уровня на следующий составляют до 90%.

сектицидом ДДТ. Как и ожидали, ДДТ убил комаров, которые служат переносчиками малярии, однако при этом возникли серьезные осложнения: ДДТ попадал также в организм тараканов, которые крупнее комаров и более устойчивы к этому инсектициду; тараканы не погибали, но становились такими медлительными, что ящерицы поедали их в значительно большем количестве, чем обычно; ДДТ вызвал у ящериц нервные расстройства и ослабление рефлексов, и они чаще оказывались жертвой кошек; такое массовое истребление ящериц — хищников, питающихся гусеницами, которые выедают тростниковые крыши хижин местных жителей, — повлекло за собой неограниченное размножение этих гусениц, и крыши стали проваливаться. Кроме того, вскоре началась гибель кошек в результате отравления ДДТ, вызванного поеданием отравленных тараканов и ящериц, и поселки наводнили крысы, пришедшие из леса и принесшие на себе блох, зараженных чумной палочкой. Большинство людей, конечно, предпочитают малярию чуме, а поэтому Всемирная организация здравоохранения прекратила опрыскивание ДДТ, а также сбросила в джунгли на парашютах большую партию кошек. Этот дорогостоящий урок убедительно показал, как важно отчетливо представлять себе всю пищевую сеть, прежде чем начинать «дергать за веревочки»!

5.3. Круговороты минеральных элементов питания

Энергия поступает в экосистемы во время фотосинтеза, а рассеивается главным образом в виде тепла, когда организмы используют ее для своей жизнедеятельности. Вследствие непрерывно происходящих потерь энергии необходимо, чтобы она столь же непрерывно поступала в экосистемы в виде энергии солнечного света. В отличие от этого вода и элементы питания совершают непрерывный круговорот: из водоема или почвы в растение, далее в животное, поедающее это растение, обратно в водоем или почву, пройдя через редуцента, и снова в растение.

В некоторых экосистемах недостаток биогенных элементов ограничивает рост растений. Хорошо известно, что если после слишком длительного пере-

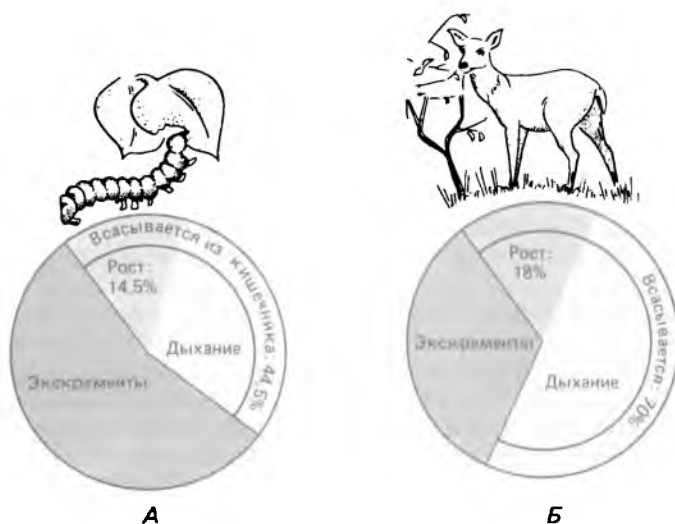


Рис. 5.11. Судьба энергии, получаемой с пищей гусеницей парусника (А) и белохвостым оленем (Б). (По данным: А — J. Mark Scriber, Paul Feeny; Б — R. L. Cowan)

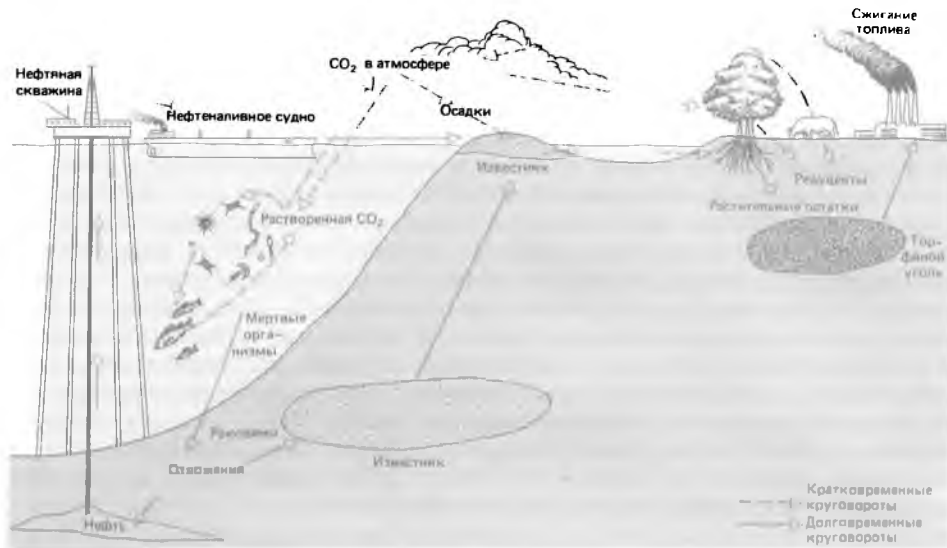


Рис. 5.12. Упрощенная схема круговорота углерода, показывающая прохождение углерода через несколько экосистем. Прерывистыми стрелками обозначены процессы, в которых

превращения углерода протекают медленнее, а сплошными – процессы, в которых они происходят быстрее.

рыва внести в цветочный горшок или на лужайку удобрения, содержащие необходимые растениям минеральные вещества, то это вызывает период бурного роста. Как будет показано в следующем разделе, фактором, лимитирующим продуктивность озер, нередко бывает фосфор (см. рис. 5.19). Если недостаток какого-либо элемента питания ограничивает рост растений, то он может ограничивать и рост популяций других организмов, входящих в экосистему.

Живым организмам необходимы в сравнительно больших количествах шесть элементов: углерод, водород, кислород, азот, фосфор и сера. Углерод поступает в сообщество главным образом в результате поглощения растениями из воздуха двуокиси углерода и использования ее в процессе фотосинтеза для создания сложных органических веществ. Затем этот углерод может передаваться растительоядным и плотоядным животным, однако в конечном итоге большая часть содержащегося в пище углерода возвращается в воздух в виде двуокиси углерода, образующейся в процессе дыхания (рис. 5.12).

Другие элементы питания, такие, как сера и фосфор, содержатся в горных породах в виде неорганических соединений. В результате эрозии и выветривания эти вещества поступают в почву, откуда они поглощаются растениями и таким образом попадают в сообщество организмов. В конечном итоге организмы-редуценты возвращают их в почву. Неорганические вещества могут совершать круговорот в пределах наземной экосистемы или же смываются дождями в реки, озера и океаны. Здесь их поглощают водные растения, и тогда они становятся на некоторое время частью водной пищевой сети, но рано или поздно они оседают на морское дно и в конце концов превращаются в горную породу (рис. 5.13). Это медленное, но явно одностороннее перемещение

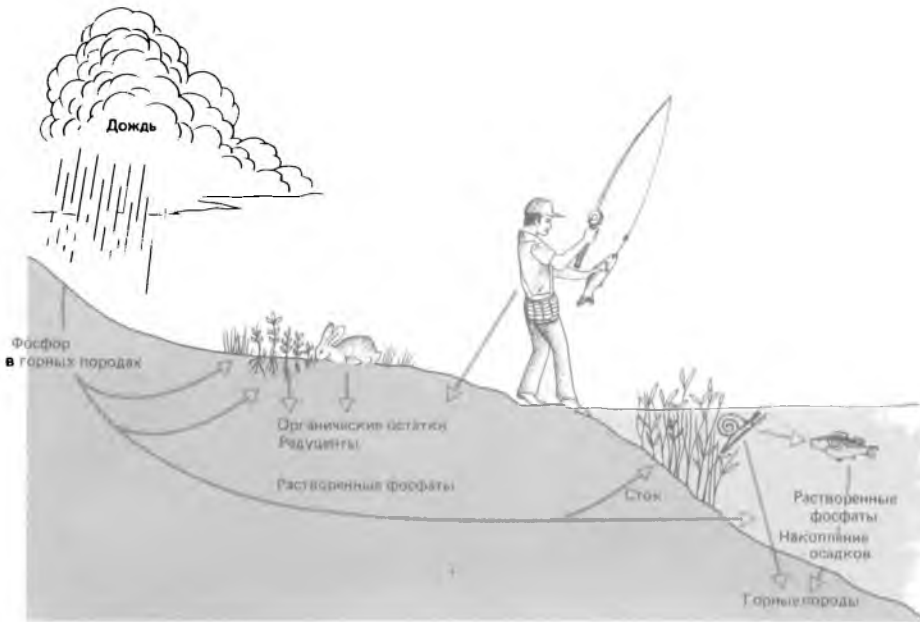


Рис. 5.13. Круговорот фосфора. Растения поглощают фосфор главным образом в виде фосфатов. Незначительные количества фосфора возвращаются из воды в наземные экосистемы

благодаря рыболовству, а также с экскрементами морских птиц. Однако в основном фосфор перемещается в одну сторону – из наземных горных пород на дно моря.

биогенных элементов из почвы на морское дно может быть ускорено эрозией почвы. Поскольку образование почвы из материнской породы протекает очень медленно, возмещение элементов питания происходит не так быстро, как их потери; поэтому продуктивность экосистемы, получающей элементы питания из почвы, снижается.

Азот и кислород, необходимые организмам, в изобилии содержатся в воздухе. Однако, хотя содержание газообразного азота в атмосфере достигает 78%, большинство зеленых растений не может непосредственно использовать его в этой форме. Азот сначала должен быть «связан» (переведен в такую форму, в которой растения могли бы его поглощать); это делают некоторые бактерии, обитающие в почве или в водоемах. Таким образом, растения добывают азот из почвы или из воды. В конце концов редуценты вновь переводят азот в газообразную форму и возвращают его в атмосферу. Следовательно, круговорот азота сочетает в себе черты «атмосферного» круговорота, подобного углеродному, и «осадочного», подобного круговоротам неорганических компонентов почвы (рис. 5.14).

Круговороты элементов питания иногда протекают быстро, как в степях, где большая часть растительности ежегодно отмирает. Редуценты разлагают мертвые растения, в результате чего многие из содержащихся в них элементов питания становятся доступными новым растениям в следующем году. В других случаях элементы питания остаются связанными в мертвых телах организмов на протяжении миллионов лет. Например, остатки морских организмов, опустившись на дно океана, образовали там нефтеносные отложения или другие осадочные породы. Прошли миллионы лет, прежде чем мы начали до-

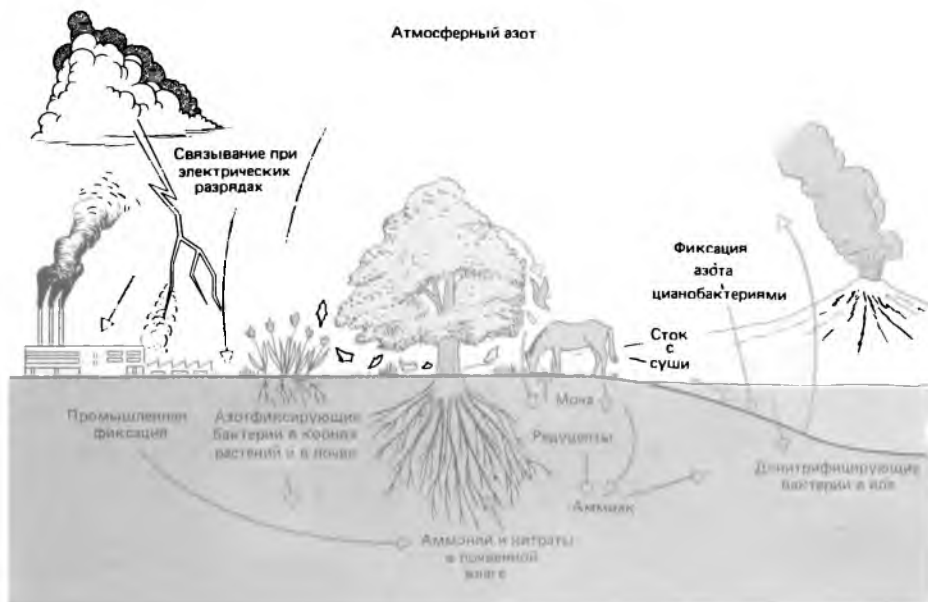


Рис. 5.14. Круговорот азота. Азот — один из важнейших компонентов белков и генетического материала живых организмов. Однако растения не могут использовать азот в той форме, в которой он чаще всего встречается, — в виде газообразного азота атмосферы. Для того чтобы растения могли усваивать азот, он должен быть сначала связан, т.е. переведен в другие химические формы — аммиак, аммоний или нитраты.

Азот проходит по всей пищевой сети и в конечном итоге попадает к редуцентам в виде мертвого органического вещества и мочи. Некоторые редуценты переводят этот азот в аммоний, который может вновь использоваться растениями. Однако денитрифицирующие бактерии превращают аммиак в атмосферный азот, недоступный растениям.

бывать эти вещества в качестве ископаемого топлива или же пока движения земной коры не вывели их на поверхность в составе пород, которые, постепенно подвергаясь эрозии, высвобождают заключенные в них элементы питания.

5.4. Озерные экосистемы

За годы, прошедшие с тех пор, как Стефен Форбс написал строки, процитированные в начале этой главы, мы многое узнали об озерных экосистемах и о том, как деятельность человека может нарушить природное равновесие, существующее в данном озере. В связи с тем что в настоящее время низкое качество значительной части нашей питьевой воды создает весьма реальную угрозу здоровью людей, мы рассмотрим этот вопрос несколько более подробно.

Источником энергии для озера служит солнечный свет. При прохождении света через воду некоторая его часть поглощается планктоном и используется в процессе фотосинтеза; остальной свет поглощает вода, так что с увеличением глубины освещенность уменьшается. В глубоких озерах существует некий *компенсационный уровень*, т.е. глубина, на которую проникает столько света, что зеленые растения едва могут поддерживать свое существование: фотосинтез у таких растений (образование сложных органических веществ и кислорода) в точности уравнивает их дыхание (расход пищи и кислорода).

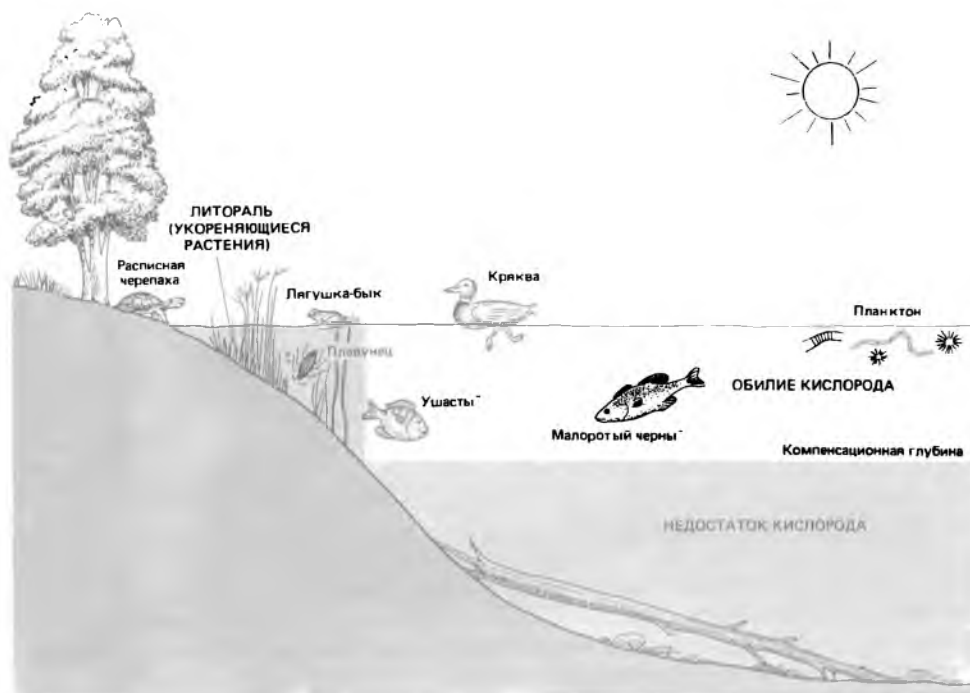


Рис. 5.15. Структура озерной экосистемы. Показаны некоторые организмы, обитающие в различных частях озера.

Глубина, на которой находится компенсационный уровень, зависит от прозрачности воды. Выше этой глубины растения выделяют больше кислорода, чем потребляют, так что избыточный кислород могут использовать другие организмы; ниже этой глубины фотосинтез не может обеспечить дыхание, поэтому организмам доступен лишь кислород, поступающий с водой из более поверхностных слоев озера.

Укореняющиеся водные растения, такие, как водяные лилии и камыши, растут на мелководных участках озера. Среди этих растений находят себе убежище и пищу рыбы, головастики, насекомые и другие членистоногие, моллюски и черви. На открытой поверхности озера обитают свободно плавающие растения, которым необходим свет, и животные, которым необходимо обилие кислорода, — многие рыбы и мелкие членистоногие (рис. 5.15).

На большей глубине, где меньше кислорода и недостаточное света для протекания фотосинтеза, главным источником энергии служат мертвые растения и животные, опускающиеся сверху. Организмы-редуценты, рыбы и беспозвоночные, способные переносить низкое содержание кислорода, питаются этими остатками, а также поедают друг друга.

Сильное влияние на жизнь озера оказывает температура. Вода характеризуется одной уникальной особенностью: при 4°C она обладает наибольшей плотностью. Поэтому слои воды, имеющие температуру 4°C , опускаются ниже слоев, имеющих более высокую или более низкую температуру. В результате этого зимой вода с температурой ниже 4°C поднимается вверх и, охлаждаясь до 0°C , замерзает, покрывая озеро слоем льда. Этот слой служит

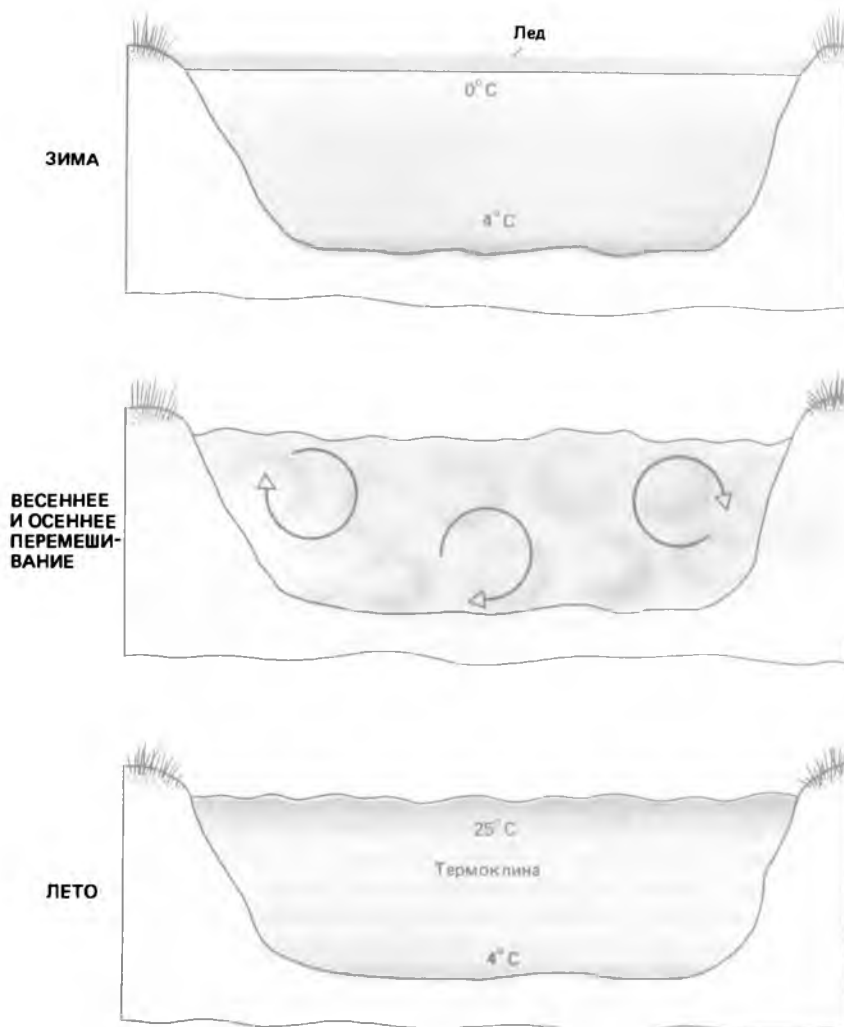


Рис. 5.16. Температура воды в разное время года на разной глубине в озере, находящемся в умеренной зоне.

изоляция, предохраняя лежащую под ним воду от полного замерзания, так что обитатели озера выживают под слоем льда в воде, которая в течение всей зимы сохраняет температуру от 0 до 4°C (рис. 5.16). Весной солнце растапливает лед и нагревает поверхностные слои воды, которые с приближением их температуры к 4°C погружаются вниз, заставляя лежащую под ними более холодную воду подниматься вверх. Этому *весеннему перемешиванию* способствуют ветер и волны. Такое перемешивание имеет важное значение, потому что вода, поднимающаяся вверх, приносит с собой питательные вещества, содержащиеся в донных отложениях, и обитающие у поверхности фотосинтезирующие организмы могут использовать их. В свою очередь вода, перемещаю-

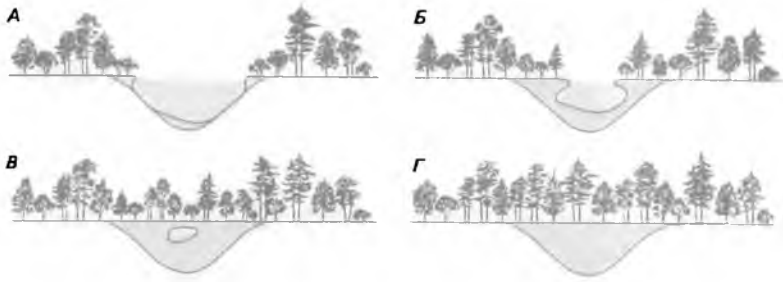


Рис. 5.17. Процесс исчезновения олиготрофного озера. А. Олиготрофное озеро. Б. По мере увеличения притока в озеро питательных веществ и осадочных материалов его продуктивность возрастает и оно становится эвтрофным. В. В дальнейшем озеро превращается в болото, и покрывается растительностью. Г. В конце концов это место превращается в сушу. Обычно

эта последовательность событий занимает несколько тысяч лет даже для таких мелководных озер, как озеро Эри. Глубина некоторых олиготрофных озер, например озера Тахо, так велика, что для них процесс этот растянулся бы на неограниченно долгое время, если бы эвтрофикация не ускорялась загрязнением.

шающаяся из поверхностных слоев озера в придонные, приносит кислород редуцентам и другим обитателям дна озера.

Если плавая летом в озере с приятной и теплой водой мы опустим ноги вниз, то ощутим, что вода там гораздо холоднее. Это происходит потому, что нагретый солнцем поверхностный слой воды остается на месте, не смешиваясь с лежащей под ним более плотной и холодной водой, температура которой в глубоком озере остается на уровне 4°C. Граница между теплой и холодной водой называется *термоклин* и летом она постепенно опускается все ниже и ниже. Осенью термоклина начинает вновь подниматься, по мере того как верхний слой воды охлаждается, что в конце концов приводит к *осеннему перемешиванию*. Рыбаки, занимающиеся ловлей форели, знают, что весна и осень – это то время, когда можно добыть форель в поднимающейся вверх холодной воде. Форели нужна вода, богатая кислородом, а поскольку в холодной воде растворяется больше кислорода, чем в теплой, форель проводит лето на большей глубине, где вода холоднее.

По продуктивности озера можно разделить на две группы. *Эвтрофные* («многокормные») озера – относительно мелководные, богаты элементами питания и бедны кислородом. В отличие от них *олиготрофные* («малокормные») озера обычно более глубокие, с более крутыми берегами и менее богаты элементами питания; вода в них прозрачная и до самого дна может содержать много кислорода. При нормальном течении событий озеро медленно наполняется осадочным материалом и мертвым органическим веществом и постепенно эвтрофицируется. В конце концов оно превращается в верховое или низинное болото, а затем и в сушу (рис. 5.17). В случае глубокого олиготрофного озера этот процесс может тянуться миллионы лет.

Одним из последствий загрязнения среды, вызванного человеком, является ускорение процесса эвтрофикации. На первый взгляд повышение продуктивности может показаться желательным, однако, как мы увидим ниже, это не так. Олиготрофные озера с чистой водой и рыбой для спортивной ловли гораздо более привлекательны и полезны человеку, чем эвтрофные озера, заросшие водорослями и сорняками и населенные карпом и мелкими представителями карповых; это одна из причин, по которой загрязнение озер человеком вызывает такую озабоченность.

Загрязнение озер

В широком понимании *загрязнение* возникает в тех случаях, когда отбросы, создаваемые человеком, уничтожаются не так быстро, как они возникают, и, накапливаясь, делают среду менее пригодной для жизни людей, а часто – и многих других живых существ. В этом разделе мы рассмотрим, каким образом некоторые виды деятельности человека, например постройка электростанций и сбрасывание отходов, приводят к загрязнению озера и как можно свести подобное загрязнение к минимуму.

Вред, наносимый некоторыми видами загрязнений, очевиден. Хлорированные углеводороды, такие, как ДДТ и полихлорбифенилы (ПХБФ), и такие токсичные металлы, как ртуть, просто ядовиты для большинства организмов, в том числе для человека. Многие из этих веществ не выделяются из организма, а накапливаются в живых тканях и затем передаются во все возрастающих концентрациях хищникам, относящимся к более высоким трофическим уровням. Особенно большую опасность они представляют для плотоядных высших уровней, например для соколов, человека и морских птиц, питающихся рыбой. Популяции сапсанов в восточных районах США и пеликанов в Калифорнии почти погибли из-за того, что под действием ДДТ самки стали откладывать яйца с очень тонкой скорлупой, которая раздавливалась, когда птицы садились на них. Накопление ртути в морской меч-рыбе и всей рыбе, обитающей в озере Онтарио, достигло такого высокого уровня, что их потребление человеком было временно запрещено.

Добавление в озеро элементов питания также может принести большой вред; поучительным примером служит история с фосфатным детергентом. В природные экосистемы весь фосфор изначально поступает из горных пород, а поскольку многие экосистемы расположены на породах, содержащих мало фосфора, их продуктивность ограничивается недостатком этого элемента. Самым убедительным образом это было продемонстрировано в озерах (рис. 5.19). Люди непрерывно вносят в озера фосфор вместе со сточными водами, детергентами или удобрениями, стекающими с обрабатываемых земель. Это повышает продуктивность озера и ускоряет его эвтрофикацию, изменяя характер озера.

Многие глубокие олиготрофные озера, подобно озеру Тахо на границе между Невадой и Калифорнией, с начала пятидесятых годов стали заметно эвтрофицироваться вследствие загрязнения элементами питания. Самый явный симптом эвтрофикации – помутнение воды, создаваемое усиленным размножением планктона. Другой признак – уменьшение численности таких рыб, как форель, любящих чистую воду, богатую кислородом. Загрязняемые элементами питания озеро проходит через несколько стадий, прежде чем достигнет хорошо знакомого всем состояния с вонючей тиной на дне и берегами, усыянными погибшей рыбой. Вначале загрязнение элементами питания способствует «цветению», или необычайно сильным взрывам численности популяции, водорослей. Некоторые водоросли выделяют токсины, отравляющие рыбу и делающие воду непригодной для питья. При отмирании водорослей бактерии разлагают их ткани и используют большую часть кислорода. В иле, лишенном кислорода, разложение мертвых растений некоторыми бактериями сопровождается выделением сероводорода (газа с запахом тухлых яиц). В «здоровом» озере обитающие на дне фотосинтезирующие бактерии используют этот сероводород по мере его образования. Однако при большом содержании в озере удобрений или сточных вод у его поверхности появляется так много



Рис. 5.18. Бурый пеликан. После того как применение ДДТ было запрещено, популяция этих пеликанов стала восстанавливаться. (William Camp)



Рис. 5.19. Воздействие фосфора на продуктивность озера. Это озеро, находящееся в штате Манитоба, разделили на две части пластмассовой перегородкой, установленной поперек узкого участка (в центре фотографии). В одну часть озера (слева сверху) вводили фосфор. Спустя несколько недель эта часть озера стала мутной в результате бурного «цветения» планктона (взрыв численности популяции). Нижняя часть озера оставалась такой же чистой и олиготрофной, какой она была до эксперимента. (David Schindler)

водорослей и бактерий, что до дна доходит очень мало света и фотосинтезирующие серные бактерии растут плохо. Они не могут использовать весь образующийся сероводород, придающий загрязненному озеру его специфический запах.

Процесс эвтрофикации нельзя устранить, но его можно замедлить и временно повернуть в обратную сторону. Если прекратить сбрасывание в озеро сточных вод, то водоросли, питающиеся за счет этих вод, погибнут и опустятся на дно, причем замещения их происходить не будет. Вода станет более прозрачной, обогатится кислородом и популяции рыб восстановятся. В семидесятые годы было успешно очищено несколько озер и рек, достигших такого состояния, что они мало чем отличались от открытых сточных ям. В Англии лососи теперь поднимаются вверх по Темзе до Лондона – впервые за последние сто лет. Ни от Темзы, ни от озера Эри (в тех участках, где города и промышленные предприятия перестали сбрасывать в него отходы) не распространяется больше зловоние. Озеро Вашингтон вблизи Сиэтла также было очищено, и теперь в нем можно купаться, кататься на лодках и заниматься рыбной ловлей.

Загрязнение элементами питания создает затруднения именно потому, что при этом организмы получают то, что им необходимо, но чего обычно не бывает в изобилии. Многие загрязнители, такие, как токсичные химикаты, пластмассы и алюминиевые банки, создают затруднения по другой причине: они не поддаются биохимическому разложению, т. е. редуценты не в состоянии их



Рис. 5.20. Водяной гиацинт – тропическое водное растение, ввезенное в юго-восточные районы США, – быстро растет и может создать затруднения, так как оно засоряет водные пути. Однако это растение может помочь очищению

водоемов, загрязненных питательными веществами. Оно поглощает из воды эти вещества и даже некоторые токсичные соединения. Систематически скашивая растения, можно очищать от загрязнений каналы и реки.

разрушить. Поэтому их невозможно уничтожить, и они остаются в водоемах навеки, раня и отравляя как людей, так и рыбу. Как сообщают моряки, поверхность Атлантического океана на всем пути от Карибского залива до берегов Европы покрыта пластмассовыми ошметками. Поскольку пластмассы по своему химическому составу близки к некоторым питательным веществам, не исключена возможность того, что в один прекрасный день появятся микроорганизмы, способные разрушать некоторые виды пластмасс. В авиационной промышленности уже возникли проблемы в связи с появлением бактерии, способной существовать на смеси авиационного топлива и алюминия, – несомненно недавно возникшая адаптация к современной жизни.

Сейчас уже имеются пластмассы, поддающиеся разрушению бактериями: на некоторых пластмассовых бутылках, совершенно непереваримых на первый взгляд, можно увидеть надпись: «Поддается биохимическому разложению». Однако некоторые другие пластмассы, возможно, никогда не удастся разлагать таким образом, и все, что мы можем делать, это, следуя требованию, помещенному на этикетке, «сбрасывать их в соответствующее место».

Другой вид загрязнения воды – тепловое загрязнение, возникающее в результате внесения в воду дополнительного тепла, например в тех случаях, когда электростанция использует озерную воду для охлаждения турбин. Поскольку при более высокой температуре рост растений ускоряется, при тепловом загрязнении продуктивность озера возрастает и, так же как и при загрязнении биогенными элементами, эвтрофикация ускоряется. Помимо этого повышение температуры воды может задержать и даже подавить размножение, развитие или рост некоторых рыб и беспозвоночных; при достаточно высокой температуре организмы просто гибнут. Неестественное подогревание воды может также увеличить промежуток между весенним и осенним перемешиваниями, нарушая нормальные сроки пополнения запасов элементов питания у поверхности воды и запасов кислорода – вблизи дна. Термического за-



Рис. 5.21. Новейшая проблема: загрязнение среды в результате разлива нефти. А. Нефтеналивное судно «Арго Мерчант» погружается на

дно у берегов штата Массачусетс (1976 г.). Б. Водолаз после работы на этом судне. (U. S. Navy)

грязнения озер можно избежать, если пропускать воду, использованную для охлаждения, через башенные охладители или градирни, где она теряет часть тепла, прежде чем вновь попадает в озеро или реку. В некоторых районах, однако, такое решение вопроса неприемлемо, так как башенные охладители создают туман.

Еще один вид загрязнения озер, достигший за последнее время масштабов, вызывающих тревогу, связан с кислотными дождями. Дождевая вода в восточных районах США приобретает все более кислую реакцию, делаясь иногда такой же кислой, как уксус. Проблема кислотных дождей в восточных штатах связана с тем, что ветры, дующие с запада на восток, несут с собой серосодержащие промышленные загрязнения, которые, соединяясь с содержащимися в воздухе водяными парами, образуют кислоты. Затем эти кислоты выпадают на землю в виде дождя или снега. Кислый дождь разъедает краску и камень, повреждая здания и нанося экономические убытки, но, кроме того, он причиняет вред и природным экосистемам. Обследование, проведенное в 1979 г. в горах Адирондак (шт. Нью-Йорк), показало, что в 264 озерах и прудах вода стала настолько кислой, что вся рыба в них погибла. Икра рыб и мальки особенно чувствительны к кислоте. Специалисты по охране окружающей среды понимают, что с кислотными дождями можно бороться, если потребовать, чтобы на электростанциях и промышленных предприятиях были установлены газоочистители для удаления серосодержащих веществ из дыма, выбрасываемого трубами. Однако, поскольку предприятия, считающиеся источниками кислотных дождей, находятся слишком далеко от тех мест, где они причиняют реальный вред, доказать их виновность бывает очень трудно.

Газоочистители, башенные охладители и очистные сооружения для сточных вод стоят денег, и их установка повышает цену воды, электроэнергии и потребительских товаров. Поначалу кажется, что если надо сделать выбор между чистыми озерами и дешевой электроэнергией, то по здравому смыслу следует выбрать второе. Однако за последние годы люди стали более дальновидными и поняли, что сделать правильный выбор не так-то просто. Например, дешевле никогда не загрязнять озеро, чем очистить его, после того как его состояние станет угрожать здоровью людей. Дешевле построить современную систему канализации, чтобы предотвратить загрязнение находящегося поблизости озера или реки, чем тянуть водопроводные трубы на сотни километров для доставки питьевой воды из дальнего чистого озера. В общем и целом предупреждение часто обходится дешевле, чем лечение, и вдобавок ко всему мы можем ощущать при этом законную гордость от того, что сберегаем экосистему для своих внуков.

Краткое содержание главы

Экосистема складывается из всех организмов, обитающих в данной местности и зависящих друг от друга в различных отношениях, и из окружающей эти организмы физической и химической среды. Каждой экосистеме необходимы определенные химические вещества, источник энергии и живые организмы — продуценты и редуценты. В большинство экосистем входят также организмы-консументы. Все организмы, входящие в данную экосистему, образуют единую пищевую сеть; построив схему такой сети, можно показать, кто кого поедает.

Энергия и элементы питания поступают в экосистему вместе в процессе создания продуцентами пищи. Почти вся энергия, поступающая в экосистему первоначально исходит от Солнца; зеленые растения связывают энергию солнечного света при фотосинтезе. Связанная энергия высвобождается и используется растениями, консументами и редуцентами для осуществления их жизненных функций. Поскольку при каждом превращении энергии происходит некоторая ее потеря, экосистеме необходим постоянный приток энергии, а число трофических уровней ограничено.

Поток энергии через экосистему односторонен, но элементы питания совершают в ней непрерывный круговорот. Мертвые организмы и экскременты животных служат источниками энергии для редуцентов, высвобождающих элементы питания в виде простых соединений, которые могут усваивать растения.

Олиготрофные озера обладают низкой продуктивностью вследствие недостатка в них элементов питания или тепла. Эвтрофные озера высокопродуктивны, но бедны кислородом. Они менее пригодны в качестве источников питьевой воды и мест отдыха, чем олиготрофные озера. Загрязнение элементами питания ускоряет эвтрофикацию — процесс, который без вмешательства человека протекал бы гораздо медленнее. Тепловое загрязнение также ускоряет эвтрофикацию, увеличивая образование первичной продукции и снижая содержание в воде кислорода. Кислые дожди могут настолько повысить содержание кислоты в озере, что оно станет непригодным для жизни организмов. Уменьшив поступление загрязнений в озеро, можно повернуть вспять некоторые из вызванных ими нежелательных изменений.

Проверьте себя

1. Роль редуцентов в экосистеме заключается в том, чтобы
2. Изначальным источником энергии почти во всех экосистемах служит ...
3. Постройте схему пищевой сети, включив в нее перечисленные ниже организмы

Травы	Жук-навозник
Кролик	Растительноядное насекомое
Почвенные грибы	Паук
Ягодный кустарник	Воробей
Волк	Ястреб
4. Можно считать, что волки и львы находятся на одном и том же трофическом уровне, потому что и те и другие:
 - а) поедают растительноядных животных;
 - б) используют свою пищу примерно на 10%;

- в) живут на суше;
 - г) имеют крупные размеры;
 - д) диета их очень разнообразна.
5. Продуктивность кораллового рифа выше продуктивности большинства районов открытого океана вблизи экватора, потому что коралловый риф получает больше:
- а) солнечного света;
 - б) элементов питания;
 - в) воды;
 - г) тепла.
6. Из общего количества энергии, передающегося в пищевой сети с одного трофического уровня на другой, примерно 10%:
- а) изначально поступает от солнца;
 - б) расходуется в процессе дыхания;
 - в) идет на построение новых тканей;
 - г) превращается в бесполезное тепло;
 - д) выделяется в экскрементах.
7. Нарисуйте простую схему круговорота углерода.
8. Круговороты элементов питания не связаны:
- а) с перемещениями некоторых элементов питания из организмов в атмосферу;
 - б) с образованием более плотных популяций организмов в тех районах, где элементы питания имеются в изобилии;
 - в) с поступлением большинства элементов питания в пищевую сеть через посредство животных;
 - г) с ограничением числа входящих в экосистему организмов, обусловленным недостатком некоторых элементов питания;
 - д) с возникающей в конечном счете утечкой элементов питания из сообществ живых организмов в отложения, образующиеся на дне океана.
9. Эвтрофикация озера
- а) может ускоряться в результате внесения в озеро чрезмерно больших количеств фосфора;
 - б) вызывается подавлением «цветения» водорослей;
 - в) понижает продуктивность озера;
 - г) никогда не возникнет, если люди будут принимать меры, предотвращающие загрязнение озера детергентами и сточными водами и тепловое загрязнение.
10. Фосфатные детергенты вызывают загрязнение:
- а) убивая продуцентов;
 - б) убивая редуцентов;
 - в) стимулируя рост и размножение продуцентов и редуцентов;
 - г) убивая рыбу.

Вопросы для обсуждения

1. Содержит ли каждая экосистема одну или несколько пищевых сетей?
2. Какова связь между потоком энергии и потоком элементов питания в любой экосистеме? В чем различие между потоком энергии и потоком питательных веществ?

3. В «здоровой» экосистеме существует равновесие между жизнью и смертью и между поступлением и высвобождением энергии и элементов питания. Исходя из этого, объясните, каким образом загрязнение элементами питания или токсичными веществами или тепловое загрязнение нарушают это равновесие.
4. В этой главе было показано, что основным источником энергии для всех экосистем земного шара служит Солнце. Используя сведения о процессе образования нефти (разд. 3.2) и о климате (разд. 4.1), объясните, почему можно также утверждать, что Солнце служит источником энергии, заключенной в ископаемом топливе, энергии воды и энергии ветра.
5. Продуктивность экосистемы возрастает в процессе экологической сукцессии (разд. 4.6). Отчего это происходит?

Глава 6

Популяции

Проработав эту главу вы должны уметь:

1. Объяснить разницу между местообитанием популяции и ее нишей и привести примеры каждого из этих понятий.
2. Объяснить, почему большинство популяций из года в год сохраняет примерно постоянную численность.
3. Назвать три фактора, оказывающие влияние на репродуктивный потенциал популяции, и объяснить, как они действуют.
4. Начертить график экспоненциального роста популяции и обосновать, почему этот рост происходит именно таким образом.
5. Объяснить разницу между факторами, не зависящими и зависящими от плотности; привести один пример первых и три примера вторых.
6. Объяснить, почему хищник, специализировавшийся на питании одним видом жертвы, с большей вероятностью может регулировать численность популяции жертвы, чем хищник, питающийся многими разными видами.
7. Описать пример успешного биологического метода борьбы с вредителями.
8. Описать признаки вида, находящегося на грани вымирания, и перечислить некоторые виды деятельности человека, которые служат причиной вымирания таких видов или способствуют ему.
9. Описать демографический взрыв, его причины и возможные последствия, а также значение снижения рождаемости, которое следует за снижением смертности.

Популяция – это совокупность всех представителей данного вида, занимающих определенную область в одно и то же время (рис. 6.1). Подобно различиям, существующим между отдельными особями, существуют различия и между популяциями (рис. 6.2). Как уже говорилось в гл. 2, у каждой популяции развиваются адаптации, соответствующие условиям той местности, где она обитает. Таким образом, популяция представляет собой развивающуюся единицу. Это, кроме того, важнейшая экологическая единица: популяция может обосноваться в области при наличии подходящего климата, питательных веществ и источника энергии и составить часть пищевой сети существующего в этой области сообщества.



Рис. 6.1. Популяция пингвинов в Антарктике.
(U.S. Navy)

Популяция обладает рядом признаков, отсутствующих у отдельных ее членов. Например, для каждой популяции характерны своя особая ниша (разд. 6.1), определенный генофонд (разд. 2.1), а также определенная плотность, тип распространения и возрастная структура. Эти признаки можно использовать для описания популяций и для предсказания их судьбы.

В этой главе мы рассмотрим факторы, определяющие численность популяции, и увидим, что на основе нашего изучения экологии мы уже имеем какое-

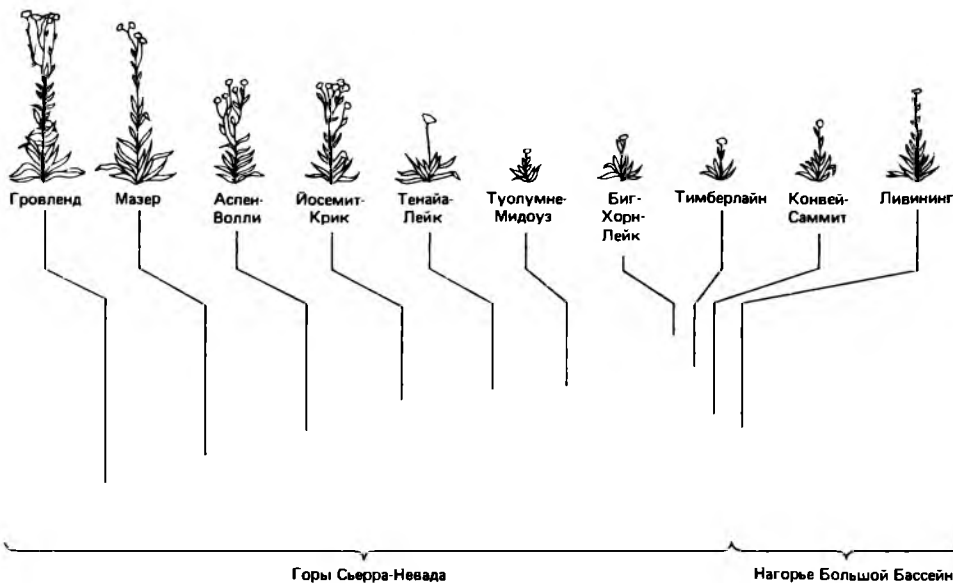


Рис. 6.2. Различия между популяциями. Экземпляры тысячелистника, взятые из разных популяций этого растения в Калифорнии и Неваде и выращенные затем в одинаковых условиях.

явно отличаются друг от друга; различия между ними, очевидно, представляют собой генетические приспособления к локальным давлениям отбора.

то представление о некоторых главных факторах, таких, как климат, источники пищи, хищничество, оказывающих влияние на популяцию. Затем, рассмотрев факторы, регулирующие численность природных популяций, мы перейдем к причинам, вызвавшим наблюдаемый в настоящее время демографический взрыв, который многие считают самой серьезной проблемой, стоящей перед человечеством.

6.1. Местообитание и ниша

Как мы видели в гл. 4, популяции прежде всего необходимо подходящее *местообитание*, которое по своей температуре, влажности, характеру почвы или растительности, пищевым ресурсам и прочим факторам соответствовало бы ее потребностям. Местообитание популяции не следует путать с ее *нишей*, т.е. функциональной ролью популяции в данной экосистеме. Ниша – это, так сказать, профессия, или образ жизни, популяции, тогда как местообитание – ее адрес.

Концепцию ниши можно проиллюстрировать на примере калифорнийского суслика, обитающего на открытых местах в Калифорнии и в соседних с ней штатах (рис. 6.3). Этот суслик – всеядное животное. Он питается растениями, птенцами, яйцами и насекомыми, предпочитая некоторые из этих кормов другим. Он изменяет характер почвы, вытапывая ее и роя в ней норы. Он выделяет экскременты, привлекающие мух. Он служит пищей койотам, лисицам и ястребам и т.д. Любое взаимодействие суслика с окружающей средой составляет часть его ниши и определяет, в каких местах он может жить и какие другие организмы могут с ним сосуществовать.

6.2. Численность популяции и ее рост

Сообщения об изменениях численности популяции иногда помещают на первых полосах газет: взрыв численности непарного шелкопряда в Новой Англии; вылупление или гибель одной-единственной птицы, принадлежащей к виду, находящемуся под угрозой исчезновения, как, например, американский



Рис. 6.3. Калифорнийский суслик – грызун, живущий небольшими колониями. Эта колония вырыла норы в каменистой почве. Вокруг коло-

нии почва оголена, так как суслики выедают все растения, как только они подрастают.



Рис. 6.4. Самка непарного шелкопряда. Недавний взрыв численности этой бабочки на северо-востоке США опустошил леса и придорожные посадки. Популяции этой бабочки подвержены циклическим колебаниям численности: периоды быстрого роста численности сменяются периодами спада, когда паразиты и болезни берут свое. (William Camp)



Рис. 6.5. Кривая экспоненциального («геометрического») роста популяции, располагающей неограниченными возможностями в отношении пространства, пищи, воды и других ресурсов. Экспоненциальный рост происходит со все возрастающей скоростью. Сравните экспоненциальную кривую (цветная) с линейной кривой (черная), которая описывает рост, происходящий с постоянной скоростью.

журавль или калифорнийский кондор; поразительное возрождение миссисипского аллигатора, бывшего на грани вымирания; и, разумеется, быстрый рост населения земного шара, несмотря на войны, наводнения, ураганы и землетрясения. Однако, если отбросить эти экстремальные ситуации, величина большинства популяций, по-видимому, варьирует мало. Пауки, мухи и сорняки из года в год появляются на какой-либо лужайке примерно в одинаковом количестве.

Из большого числа особей, производимых на свет различными организмами, доживают до половой зрелости и оставляют потомков лишь немногие. Одна сельдь может отложить миллион икринок, комнатная муха или какая-нибудь бабочка — несколько сотен яиц. Совершенно очевидно, что большая часть выходящих из них особей никогда не достигнет взрослой стадии. Почему это происходит? Чем ограничивается численность популяций? В гл. 2 мы видели, что различные факторы вызывают гибель организмов, прежде чем они успевают оставить потомство, т.е. эти факторы выступают в роли селективных сил и в конечном итоге определяют направление эволюции данной популяции. В пределах гораздо более короткой шкалы экологических событий эти факторы регулируют численность популяций.

Прежде чем рассматривать причины гибели организмов, регулирующие численность популяций, следует установить, с какой скоростью могла бы возрастать эта численность, если бы ее рост ничем не сдерживался.

У каждой популяции существует характерный для нее *репродуктивный потенциал*, т.е. скорость, с которой ее численность могла бы расти при наличии неограниченного пространства, обилия пищи и других ресурсов и при полном отсутствии любых факторов, препятствующих росту и размножению. Как по-

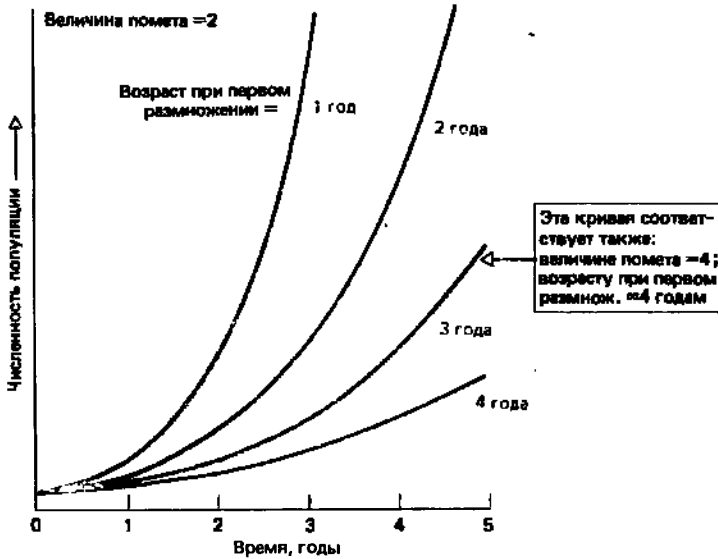


Рис. 6.6. Зависимость скорости роста популяции от возраста, в котором самка приносит первый приплод. Все эти кривые относятся к самкам, приносящим по два детеныша в год,

однако возраст, в котором эти самки впервые приносят детенышей, различается (1, 2, 3 или 4 года).

казывают эксперименты, в идеальных условиях число организмов увеличивается экспоненциально, или в *геометрической прогрессии*, т.е. в каждую единицу времени к популяции добавляется все возрастающее число особей (рис. 6.5).

Численность популяции может возрасть экспоненциально, если ее члены располагают в сверхобильном количестве всеми необходимыми им ресурсами. Ярким примером служит необычно быстрое распространение средиземноморской плодовой мухи в Калифорнии летом 1981 г. Известно немало других таких же примеров экспоненциального роста численности видов, завезенных в области, где они нашли самые благоприятные для себя условия и где не было ни естественных врагов, ни конкурентов. В прошлые века в США наблюдался поразительный рост популяций одуванчиков, скворцов и домовых воробьев, завезенных из Европы. Аналогичные взрывы численности происходят при заселении бактериями пищеварительного тракта новорожденного животного или при заселении редуцентами погибшего животного или растения.

Репродуктивный потенциал представляет собой адаптацию, эволюционирующую под действием естественного отбора (разд. 2.3). Вклад отдельной особи в увеличение численности популяции может возрасть одним из следующих трех способов или одновременно всеми тремя.

1. Больше число потомков при каждом размножении.
2. Увеличение продолжительности репродуктивного периода, а тем самым числа актов размножения.
3. Сдвиг размножения на более ранний период жизни.

Первые два из этих способов довольно очевидны и не требуют объяснения, однако наиболее важное значение имеет третий, хотя это и может вызвать удивление! Например, бактерия размножается лишь один раз в жизни и про-



Рис. 6.7. Самка капустницы питается на цветах разных растений. Однако непосредственно перед откладкой яиц она отыскивает растения, принадлежащие к семейству крестоцветных, к которому, в частности, относится капуста.

изводит только двух потомков (ее размножение состоит в делении надвое), но тем не менее бактериальная популяция может увеличиваться быстрее, чем популяция дубов, потому что бактерия может начать размножаться через час после своего появления на свет, а дуб – лишь через много лет. В качестве другого примера того, как размножение в более раннем возрасте может компенсировать меньшее число потомков, можно привести результаты подсчетов, произведенных для человека: популяция, в которой каждая женщина рожала бы по 3,5 ребенка (если бы это было возможно), начиная с 13 лет, увеличивалась бы с такой же скоростью, как и популяция, в которой каждая женщина рожала бы по 6 детей, начиная с 25 лет. Именно по этой причине демографов так интересует возраст, в котором люди вступают в брак и заводят детей (рис. 6.6).

Капустница (рис. 6.7) – бич огородников, выращивающих кочанную и цветную капусту и брокколи, – была завезена в Квебек из Европы в 1865 г. В 1869 г. один огородник из Новой Англии жаловался, что он «не может вырастить порядочной капусты уже на протяжении четырех или пяти лет из-за опустошений, производимых этими прожорливыми разбойниками». К 1884 г. эти бабочки распространились через всю страну к западу от Скалистых гор. Один из секретов быстрого распространения капустницы – ее высокий репродуктивный потенциал. Эти бабочки могут размножаться в возрасте всего нескольких недель, давая более трех поколений за одно лето, причем каждая самка откладывает сотни яиц.

В общем чем выше репродуктивный потенциал данного вида, тем быстрее будет происходить рост его популяций при наличии соответствующих условий, однако такие условия возникают редко и взрывы численности популяций не правило, а исключение.

6.3. Регуляция численности популяции

Ни одна популяция не способна к экспоненциальному росту в течение слишком длительного времени. В конце концов вся пища (или какой-либо другой ресурс) окажется использованной, и тогда число гибнущих особей превысит число рождающихся. Например, когда в Австралию завезли из Европы кроликов, то произошел невиданный взрыв их численности. Однако в конце концов кроликов стало так много, что значительная их часть не могла найти себе пищи. Местные хищники научились ловить кроликов, а кроме того, среди кроликов быстро распространилось заболевание (интродуцированное челове-



Рис. 6.8. Олуши – морские птицы, питающиеся рыбой и гнездящиеся на прибрежных скалах. Взрослые птицы достигают полной готовности к размножению только тогда, когда они окружены другими гнездящимися олушами. Эта по-

требность в очень высокой плотности гнездовых колоний оказывает чрезвычайно большое влияние на популяцию олуши. (Biophoto Associates)

ком для снижения численности кроликов). В результате всего этого популяция кроликов быстро сократилась, однако благодаря высокому репродуктивному потенциалу она вскоре вновь стала расти и претерпела ряд подъемов и спадов, которые постепенно становились все менее резкими.

Такая картина нередко наблюдается в тех случаях, когда в новую благоприятную среду интродуцируется какая-либо небольшая популяция. Сначала число особей растет очень быстро, пока один из жизненно важных ресурсов, такой, как пища или пространство, не истощится. Это приводит к резкому сокращению популяции, когда гибель особей превышает рождаемость. Затем популяция вновь начинает увеличиваться, и это продолжается до тех пор, пока рождаемость и смертность не станут примерно одинаковыми. Число особей какого-либо вида, которое данная среда может обеспечивать всем необходимым в течение неопределенно долгого времени, называется *емкостью среды* для этой популяции (рис. 6.9). Величина популяции может превысить емкость среды, однако она не может удержаться на этом высоком уровне в течение длительного времени.

Число особей в природной популяции варьирует во времени, иногда очень резко. Однако, несмотря на эти колебания, средняя численность большинства крупных популяций изменяется из года в год относительно мало. Это позволяет считать, что величина популяций в общем регулируется таким образом, что небольшие популяции растут быстро, более крупные – медленнее, а еще более крупные фактически угасают.

Каким образом достигается такая регуляция? Для этого необходимо, чтобы по крайней мере некоторые *факторы смертности* (причины гибели), воздействующие на данную популяцию, были *факторами, зависящими от плотности*, т. е. обуславливали бы гибель большей доли особей при более высокой плотности популяции, чем при более низкой ее плотности. Хищничество

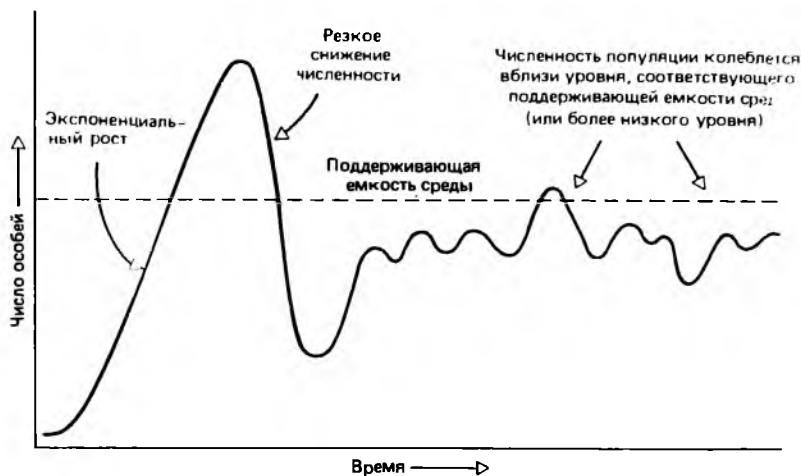


Рис. 6.9. Изменения численности особей, происходящие при интродуцировании небольшой популяции в новую благоприятную среду. Течение событий описано в тексте.

и заболевания — факторы, которые вызывают повышенную смертность при более высокой плотности популяции. Это отчасти объясняется тем, что при большем числе особей вида-хозяина или жертвы на единицу площади у болезнетворного организма больше шансов найти хозяина, а у хищника — жертву.

Кроме того, результаты, полученные при изучении популяции некоторых диких животных, показали, что при высокой плотности популяции ее члены бывают физически слабее и мельче. Это может понизить их сопротивляемость заболеваниям и сделать их более доступными для хищников. В некоторых чрезвычайно плотных популяциях сама по себе скученность, по-видимому, вызывает такие изменения функций организма, которые в конечном итоге оказываются фатальными. Остается неясным, вызывается ли физическое ослабление особей непосредственно перенаселенностью как таковой, или же каким-то связанным с ней фактором, например нехваткой какого-либо жизненно важного ресурса для всех особей популяции с высокой плотностью.

Другие факторы смертности называют *не зависящими от плотности*; эти факторы вызывают гибель некоторой части популяции, какой бы ни была ее плотность. Примером служит воздействие неблагоприятной погоды. Ураган, суровая зима или засуха могут погубить большую часть популяции независи-



Рис. 6.10. Мухи, выпивающие влагу из глаз морского котика, служат переносчиками двух заболеваний: инфекционной болезни глаз, приводящей к слепоте, и одного из видов оспы, превращающей животное в калек. За несколько лет эти болезни могут сократить численность популяции вдвое. (William Camp)

мо от ее плотности. Однако эти же самые условия иногда выступают в роли факторов смертности, зависящих от плотности: если выживание отдельной особи зависит от того, удастся ли ей найти убежище, и если число убежищ при этом ограничено, то в таком случае все члены небольшой популяции могут выжить, тогда как лишь небольшая доля членов многочисленной популяции найдет укрытие.

Было бы хорошо, если бы мы могли точно указать один или два фактора, определяющие численность какой-либо конкретной популяции. Однако на величину популяции часто оказывает воздействие очень много различных факторов, которые к тому же могут вступать в сложные взаимодействия. Рассмотрим несколько примеров.

Конкуренция

Конкуренция между представителями одного и того же вида. Поскольку члены одной популяции занимают одну и ту же нишу, они используют одни и те же ресурсы одним и тем же способом и неизбежно вступают в конкуренцию друг с другом за эти ресурсы.

Хорошим примером конкуренции служит судьба личинок падальной мухи в трупах животных. Мухи, нашедшие падаль первыми, откладывают в нее яйца, и большая часть вылупляющихся личинок бывает обеспечена достаточным количеством пищи для достижения зрелости. Однако количество пищи, содержащейся в одном трупе, ограничено, а поэтому личинкам, которые вылупятся из яиц, отложенных позднее, пищи может не хватить и они погибнут.

Представители многих видов вместо того, чтобы конкурировать за какой-либо ресурс, количество которого ограничено, вступают в непрямую конкуренцию за доминирующее положение в иерархии сообщества или же за право на территорию. *Территорией* называют область, занимаемую одной особью или большим их числом и охраняемую этими особями от других членов того же, а иногда и других видов. Ценность территории определяется не ее пространством как таковым, а наличием убежищ, пищи или мест для устройства гнезда (рис. 6.11). Здесь животное может кормиться и выращивать



Рис. 6.11. Территории. Гнездовья этих пингвинов Адели в Антарктике отличаются сильной скученностью. Каждая пара птиц охраняет небольшую территорию, которая может состоять всего лишь из гнезда (углубление, окаймленное

каменьями) и окружающего его участка такой ширины, что птицы едва помещаются на нем. На фотографии видны три гнезда: слева и справа на переднем плане и в середине (на нем сидит птица). (U. S. Navy)

потомство без вмешательства со стороны других особей. Не прослеживается ли здесь аналогия с конкуренцией среди людей за работу и за величину заработка? В сущности это конкуренция не за деньги, а за ту пищу и тот кров, которые можно на них купить.

Пол Эррингтон (Paul Errington) на протяжении 25 лет изучал биологию ондатры на одном из болот в штате Айова. Все это время на болоте, площадью чуть больше 100 га, обитало примерно 400 взрослых ондатр. Самцы конкурировали за территории, которых на болоте было около 180, причем каждая из них могла обеспечить пищей и убежищем от хищников пару ондатр и их детенышей. В пределах своих территорий животные находятся в относительной безопасности от хищников, потому что территория хорошо им знакома и они всегда найдут достаточно мест, где можно спрятаться. Ондатры, не достигшие успеха в ежегодной конкуренции за территории, бывали вынуждены жить в неблагоприятных условиях на краю болота, где как среди них самих, так и среди их потомков наблюдалась высокая смертность вследствие перенаселенности, хищничества, недостатка пищи и вмешательства других животных. Был год, когда из-за плохой погоды погибло много ондатр, но благодаря их высокому репродуктивному потенциалу (от 11 до 17 детенышей на одну самку в год) численность популяции быстро восстановилась до 400 особей.

У некоторых видов конкуренция между особями за ресурсы, которых не хватает, привела к эволюции адаптаций, снижающих эту конкуренцию. Например у некоторых видов птиц клюв у самцов и самок имеет различную длину, что дает им возможность питаться различными насекомыми. У многих бабочек, амфибий и рыб, имеющих личиночные стадии, молодь и взрослые особи потребляют разную пищу. Изучение популяций грызунов показало, что у некоторых особей существует генетически обусловленная тенденция покидать свою родную популяцию, если она становится чересчур плотной, и переходить на другие места. В общем, однако, особи, принадлежащие к одному и тому же



Рис. 6.12. Конкуренция между видами. А. Сорняки, конкурирующие на лужайке со злаками. Большой участок захватила вероника с ее белыми и пурпуровыми цветками. Б. По пустыням юго-западных районов США бродят одичавшие ослы, произошедшие от животных, завезенных сюда золотоискателями во времена «золотой

лихорадки». Эти ослы берут верх в конкуренции с местными снежными баранами. Они прогоняют более робких баранов от водоемов. Кроме того, ослы дочищают растительность, тогда как овцы все время переходят с места на место, выщипывая по дороге лишь небольшую часть растений.

Рис. 6.13. Некоторые виды исполинских черепах Галапагосских островов уже вымерли, а численность оставшихся видов резко снизилась. Пираты вывозили этих черепах тысячами: дело в том, что черепахи могут жить в течение нескольких месяцев без пищи и воды, снабжая тем самым мореплавателей свежим мясом во время длительных морских путешествий. В недавнее время конкуренция со стороны одичавших коз за кормовые растения и истребление яиц и молодых черепах одичавшими свиньями и собаками, а также крысами нанесла серьезный урон сохранившейся популяции. В настоящее время этих черепах разводят в неволе, а затем выпускают молодых особей в природу. (William Camp)



виду, нуждаются в одних и тех же ресурсах и вынуждены конкурировать за них, если не считать тех случаев, когда популяция очень малочисленна.

Конкуренция между различными видами. Представители различных видов часто используют одни и те же ресурсы (экологи сказали бы, что «их ниши перекрываются»), так что конкуренция возможна между членами не только одного и того же, но и разных видов (рис. 6.12). Иногда конкуренция бывает такой острой, что один из видов вымирает. На одном из Галапагосских островов, находящихся у западного побережья Южной Америки, обитал уникальный вид исполинской черепахи (рис. 6.13). Экспедиция, побывавшая на этом острове в 1962 г., сообщила, что этот вид вымер, хотя и были найдены остатки особей, погибших всего лишь около двух лет назад. Причина вымирания была ясна: растения, составлявшие пищу этих черепах, были полностью уничтожены козами, ввезенными на остров в 1957 г. группой рыбаков, которым хотелось получать свежее молоко и мясо, пока они находились вдали от материка.

Конкуренция между видами не обязательно ведет к вымиранию одного из них. Человек сосуществует, хотя и не выражает восторга по этому поводу, с такими насекомыми, как кукурузный мотылек, который ежегодно присваивает часть урожая кукурузы. Нередко эволюция конкурирующих видов протекает таким образом, что каждый из них специализируется на использовании



Рис. 6.14. Разные виды славков, обитающие в одних и тех же лесах Новой Англии, собирают насекомых на разных частях дерева. Это озна-

чает, что конкуренция за пищу между ними слабее, чем в том случае, если бы каждая из них кормилась на всем дереве.

одной определенной части данного ресурса (или, как говорят экологи, они подразделяют (allocate) нишу, так что каждый вид получает в свое распоряжение некоторую долю ресурса). Например, разные виды славков, обитающие в лесах на севере США, отыскивают насекомых на разных частях дерева, что приводит к снижению конкуренции между ними (рис. 6.14).

Подводя итоги, можно сказать, что конкуренция за пространство, пищу и другие ресурсы определяет максимальную численность популяции. Если численность популяции по той или иной причине упадет ниже этого уровня, то число молодых особей, достигающих взрослого состояния, возрастет и первоначальная численность популяции восстановится, после чего она будет снова ограничиваться конкуренцией.

Хищничество

Хищник обычно предстает перед нами в образе льва или волка – плотоядного животного, которое убивает и поедает различных других животных, являющихся его жертвами. Однако в плане экологических взаимодействий удобно определять хищничество шире, как питание представителей одного вида на представителях другого вида. Под такое определение подпадает и паразит, питающийся на своем хозяине, и растительноядное животное, поедающее растение, и плотоядное, поедающее другое животное. Хищничество – один из важных факторов смертности в большинстве популяций, но лишь в редких случаях оно оказывается главным фактором, ограничивающим численность популяции.

В качестве примера ограничения численности популяции в результате хищничества можно привести случай, имевший место в восьмидесятых годах прошлого века, когда все цитрусовые плантации в Калифорнии почти погибли из-за желобчатого австралийского червеца – маленького сосущего соки растений насекомого, случайно завезенного из Австралии. После того как все другие методы борьбы не дали результатов, один биолог, ездивший в Австралию, привез с собой 129 экземпляров естественных врагов червеца – хищных жуков родолий (рис. 6.15); они послужили основой для создания в Калифорнии размножающейся колонии этих жуков. В 1889 г. на апельсиновые плантации Калифорнии было выпущено 10 000 родолий, а к октябрю того же года желобчатый австралийский червец был буквально искоренен на большей части территории южной Калифорнии. Этот метод борьбы оставался эффективным в течение более 50 лет, вплоть до появления пестицида ДДТ, который уничтожил родолий в некоторых районах, что позволило популяции червцов вновь достигнуть расцвета. Весь этот эпизод остается одним из самых поразительных примеров успешной биологической борьбы с насекомыми-вредителями. Таким способом ежегодно удавалось при очень небольших затратах сохранять плоды цитрусовых на миллионы долларов.

Хищник, специализирующийся на питании одним видом жертвы и способный быстро размножаться, может удерживать численность популяции жертвы на очень низком уровне. Если червцы встречаются в данной местности редко, родолии не могут найти мелкие изолированные скопления этих вредителей. Поэтому популяции червеца увеличиваются до тех пор, пока родолии не находят и не уничтожают их. Таким образом, благодаря присутствию родолий плотность популяции червеца остается на очень низком уровне; при этом численность жуков, которые могут выжить, питаясь червецами, в свою очередь также будет невелика.



Рис. 6.15. Жуки родоллии (похожие на божьих коровок), поедающие гораздо более крупного, чем они сами, желобчатого австралийского червеца. Этот маленький жук в конце XIX в. спас от гибели плантации цитрусовых в Калифорнии. (F. E. Skinner)



Рис. 6.16. Американский ильм, погибший от голландской болезни вяза. Эта болезнь неуклонно распространяется, уничтожая буквально каждое дерево ильма на своем пути. Здоровое на вид дерево на заднем плане пришлось срубить через год после того, как была сделана эта фотография.

Специализированные паразиты с высоким репродуктивным потенциалом также способны снизить численность своих хозяев. Хорошо известным примером служит быстрое исчезновение американского ильма во многих западных и центральных районах Северной Америки, вызванное голландской болезнью вяза (рис. 6.16). Возбудителем этой болезни служит гриб, который переносится с одного дерева на другое короедами.

Большинство хорошо известных хищников, как, например, волки и тигры, — неспециализированные (генерализованные) хищники, охотящиеся на многие виды жертвы. Иногда генерализованные хищники, по-видимому, ограничивают численность популяции жертвы. Например, выживаемость молоди нерки в одном из озер в Британской Колумбии возросла в три раза после удаления из него хищных птихожей и форели.

Однако гораздо чаще численность популяции жертвы ограничивают специализированные хищники, способные удерживать ее на очень низких уровнях. Это объясняется тем, что неспециализированные хищники обычно переключаются с одной жертвы на другую в зависимости от того, какая из них наиболее обильна или доступна (рис. 6.17). Кроме того, репродуктивный потенциал генерализованного хищника часто бывает гораздо ниже потенциала вида-жертвы. Большинство этих хищников обычно лишь «снимает сливки» с популяции одного из видов жертвы, в которой произошел взрыв численности.

В некоторых случаях неспециализированные хищники, по-видимому, играют вспомогательную роль, усиливая действие других ограничивающих факторов, например количества пищи. Это наблюдалось, в частности, на острове Айл-Ройал в озере Верхнем. На этом острове обитает примерно 600 американских лосей и 20 волков, охотящихся на лосей и на таких более мел-



Рис. 6.17. Совы – неспециализированные хищники, охотящиеся на многие виды жертвы. Они периодически могут специализироваться к пи-

танию тем видом жертвы, численность которого в данное время особенно велика. (Biophoto Associates)

ких животных, как мыши. Результаты недавних исследований наводят на мысль, что число лосей на этом острове ограничивается количеством одного из необходимых элементов питания – натрия. Волки убивают главным образом больных и ослабевших лосей, очень молодых или очень старых. Здоровый взрослый лось может спастись от волка бегством или вступить с ним в драку; он может убить волка одним ударом ноги. Создается впечатление, что волки поедают главным образом тех особей, которые все равно погибли бы, а следовательно, и не регулируют численность популяции лосей.

После того как в США на большей части их первоначального ареала были уничтожены пумы и волки, численность популяции оленей возросла. Поэтому многие сочли, что популяция оленей ограничивалась этими крупными хищниками. Однако теперь стало ясно, что на повышение численности оленей оказали влияние различные виды деятельности человека, в результате чего возросло количество излюбленной пищи оленей – кустарников и молодых деревьев.

6.4. Вымирание

Если численность какой-либо популяции падает слишком сильно, то ей грозит вымирание. Локальные популяции многих видов вымирают довольно часто, однако обычно популяция впоследствии восстанавливается в результате иммиграции особей из соседних популяций того же вида. Например, в штате Колорадо популяции бабочек в высокогорных долинах время от времени вы-

Карпозубик (*Cyprinodon sal*)

Самец



Натуральная величина



Самка

Рис. 6.18. Карпозубик *Cyprinodon salinus* обитает в Солт-Крик в Долине Смерти. Некогда Долина Смерти была дном глубокого озера. Затем озеро высохло и большинство его обитателей вымерло, но некоторые мелкие рыбы выжили и адаптировались к неуклонно повышавшейся температуре и солености сильно разбросанных водоемов, оставшихся от озера. Когда доступное данному виду местообитание так мало, его популяция ограничивается всего несколькими сотнями особей и опасность вымирания вида очень велика. Другой близкий вид карпозубика, обитавший в двух ручьях в соседней долине, был объявлен вымершим в 1981 г.



мирают вследствие аномальных снежных бурь, случающихся иногда в середине лета.

Если вид состоит всего лишь из одной небольшой ограниченной популяции, то риск вымирания особенно велик. Такие виды чаще всего встречаются на островах или в небольших изолированных областях, представляющих собой ограниченное местообитание (рис. 6.18). В подобных случаях любое стихийное бедствие или нарушение местообитания может разом уничтожить целый вид. На острове Мартиника, находящемся в Карибском море, популяция рисового хомяка полностью погибла при извержении вулкана; при этом погибло также все 30-тысячное население целого города, за исключением одного преступника, сидевшего в подземной тюремной камере. Один из карпозубиков, обитавший в одном из водоемов в Долине Смерти, вымер после того, как русла двух ручьев, подающих воду в его местообитание, были изменены в связи с постройкой каких-то сооружений; при этом еще больше повысилась уже и без того высокая температура воды, что, по-видимому, оказалось фатальным.



Рис. 6.19. Виды, которым грозит вымирание. *А.* Современные китобойные суда, подобные представленному на этой фотографии, повинны в том, что некоторые виды китов оказались на грани вымирания. Эти суда представляют собой чрезвычайно эффективные механизмы для обнаружения и забивания целых групп китов, с тем чтобы получать ворвань и китовое мясо. Киты отличаются высоко развитым интеллектом и в настоящее время существуют спе-

циальные группы по охране китов, разрабатывающие меры для прекращения их истребления. *Б.* Лошадь Пржевальского считается самым примитивным видом из ныне живущих лошадей. Большинство существующих в настоящее время особей этого вида выведены в неволе, однако полагают, что в суровых условиях трудно доступной местности на границе между Монголией и Китаем сохранилась небольшая природная популяция. (*А* – Biophoto Associates)

Каждому виду неизбежно грозит вымирание, однако деятельность человека повышает скорость исчезновения видов. Мы искоренили некоторых животных, убивая их ради мяса, шкур или перьев. Другие виды, как, например, упоминавшаяся выше галапагосская черепаха, вымирают в результате конкуренции или истребления со стороны животных, являющихся «спутниками» человека, – коз, свиней, собак, кошек или случайно завезенных людьми крыс и мышей. Несомненно, однако, что большинство видов исчезает из-за того, что мы разрушаем их местообитания, даже не подозревая о существовании этих видов. Это происходит главным образом при расчистке бульдозерами богатых видами тропических лесов, в которых, как полагают, обитает по меньшей мере миллион видов, еще не занесенных в списки флоры и фауны. Недавно биологи выделили целый спектр веществ – от противораковых средств до репеллентов, отгоняющих акул, – из таких организмов, в которых трудно было ожидать найти что-либо подобное, и теперь многие стали понимать, что нам следует прекратить бездумное истребление других видов живых существ хотя бы до тех пор, пока мы не установим, не окажутся ли они полезными для нас.

6.5. Демографический взрыв

Численность людей, населяющих Землю, неуклонно возрастает на протяжении по крайней мере последних 2000 лет, однако наиболее интенсивный рост населения земного шара происходит за последние 200 лет (рис. 6.20). Это объясняется главным образом резким снижением смертности в большинстве стран. Совсем недавно рождаемость во многих странах стала снижаться, но в обозримом будущем это приведет лишь к замедлению роста численности, а не к достижению постоянного уровня или ее снижению.

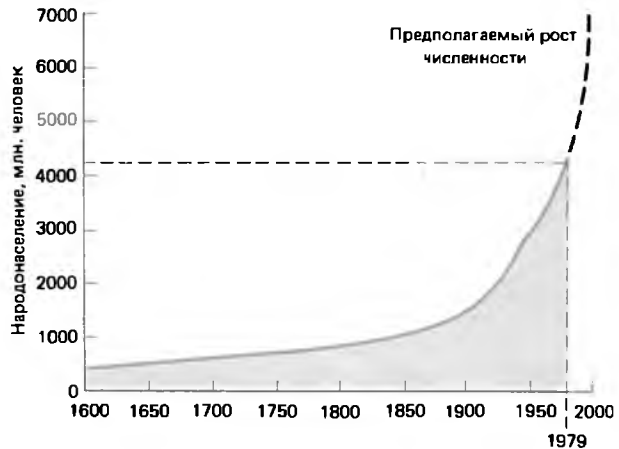


Рис. 6.20. Рост народонаселения Земли за последние 400 лет.

Снижение смертности в популяциях человека

Большинство людей считает, что снижение смертности человека – результат таких достижений современной медицины, как антибиотики, которые понизили смертность в XX в., однако такая точка зрения неверна. Гораздо большую роль сыграло наступившее несколько раньше и менее заметное улучшение питания и санитарно-гигиенических условий.

В 1348–1350 гг. в портовых городах Италии возникла эпидемия чумы, распространившаяся к северу и охватившая всю Европу; погибло 25 млн. человек – четвертая часть всего населения. Эпидемии чумы возникали по крайней мере каждые 10 лет, нередко сопровождаясь эпидемиями сыпного тифа, сифилиса и инфлуэнцы со смертельным исходом. В 1665 г. Сэмюэл Пепис (Samuel Pepys) записал в своем дневнике, что последняя мощная волна бубонной чумы (унесшей еще 10 млн. жизней) достигла Лондона:

«Сегодня я увидел на Друри-Лэйн, хотя мне этого вовсе не хотелось, два или три дома, на дверях которых был начертан красный крест и сделана надпись: «Господи, помилуй нас»; насколько мне помнится, эту печальную картину я видел впервые в жизни. Я был вынужден купить немного листового табака, чтобы, понюхав и пожевав его, отогнать мрачные предчувствия».

Бактерии, вызывающие бубонную чуму, переносятся крысиными блохами, а возбудители сыпного тифа и траншейной лихорадки – платяной и головной вшами (рис. 6.21). В большинстве стран земного шара до XIX в. вши были у всех. Платяная вошь живет не на самом теле, а в складках одежды. В странах Европы бедняки никогда не раздевались догола; они просто летом снимали с себя некоторые вещи, а зимой надевали их вновь. Богатые люди меняли одежду, но никогда не стирали ее. Обычай брить голову и носить парик, возможно, был в какой-то мере вызван стремлением избавиться хотя бы частично от вшей, кишевших в головах даже членов королевских семей, однако, поскольку парики изготавливали из человеческих волос, их часто покупали вместе с гнидами (яйца вшей). Пепис писал:

«Оттуда я отправился в Вестминстер к своему цирюльнику, для того чтобы он очистил от гнид парик, который он мне недавно сделал; я был крайне раздражен тем, что он посмел подсунуть мне такой парик».

В XVII веке домашний учитель одной 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».



Рис. 6.21. Платяная вошь, паразитирующая на человеке. Сильно развитые коготки на средней паре ног адаптированы для захватывания волос, покрывающих тело хозяина. Вши служат переносчиками сыпного тифа и траншейной лихорадки; заражение человека происходит при расчесывании укусов вшей, в результате чего экскременты насекомого, содержащие бактерии, попадают в ранку. (Carolina Biological Supply Company)

Новый обычай стирать одежду и мыть голову, распространявшийся все шире после XVIII в., резко понизил заболеваемость сыпным тифом. В последующие времена тифом болели главным образом люди, оказавшиеся в условиях, где невозможно поддерживать чистоту, например солдаты в действующей армии. В США во время гражданской войны от ран погибло 92 000 человек, а от сыпного тифа—190 000. Вторая мировая война была первой из современных войн, в которой от действий противника погибло больше людей, чем от заболеваний.

Переворот в гигиене, в результате которого болезни, распространяемые насекомыми, для большинства из нас ушли в прошлое, начался в XVIII в. На основе косвенных данных, а также действия методом проб и ошибок, некоторые люди пришли к выводу, что заболеваемость можно понизить, уничтожая вшей, а также крыс, зараженных блохами. Врачи стали настаивать на необходимости стирать и окуривать постельные принадлежности и одежду в больницах и жилых домах, а также поддерживать чистоту в помещениях. Усилиям этих новаторов противодействовали «твердолобые», упорно не желавшие отказываться от старых представлений о том, что болезнь зарожда-



Рис. 6.22. Луиджи Гальвани – ученый, открывший электрическую природу нервных импульсов. Он жил в XVIII в. и носил парик. Парики были популярны отчасти потому, что люди могли брить голову наголо, избавляясь таким образом от вшей. (Smithsonian Institution)



Рис. 6.23. Ребенку в Эквадоре вводят вакцину против полиомиелита. Снижение смертности среди людей в XX в. обусловлено главным образом улучшением питания, санитарно-гигиенических условий и профилактикой заболеваний, понизивших детскую смертность в большинстве стран земного шара. (U.S. Agency for International Development)

ся во вредном ночном воздухе, что купаться опасно для здоровья, а стирка одежды только разрушает ткань, из которой она сшита. К 1909 г., когда биологи впервые показали, что сыпной тиф в самом деле передается вшами, с ним было фактически покончено в большинстве цивилизованных стран просто благодаря соблюдению правил гигиены. До открытия антибиотиков, с помощью которых можно излечивать многие бактериальные инфекции, оставалось еще 30 лет.

Продолжительность предстоящей жизни — это среднее число лет, которое, согласно ожиданиям, предстоит прожить новорожденному младенцу. Неудивительно, что продолжительность предстоящей жизни выше в тех странах, жители которых лучше питаются и более образованны; она составляет: свыше 70 лет в большинстве стран Европы и в Северной Америке, около 63 лет в Латинской Америке и на Дальнем Востоке (включая Японию и Китай) и менее 45 лет в большинстве других стран Азии и почти во всей Африке.

В развивающихся странах высокая смертность в раннем детском возрасте, особенно на первом году жизни, снижает среднюю ожидаемую продолжительность жизни всей популяции. Повышение ожидаемой продолжительности жизни в развивающихся странах обусловлено главным образом снижением смертности в младенческом и раннем детском возрасте. Поэтому возникшая в настоящее время проблема народонаселения земного шара связана не столько с тем, что взрослые люди в среднем живут дольше, сколько с тем, что большая доля младенцев доживает до взрослого состояния и производит потомков.

Несмотря на огромные суммы, затрачиваемые на здравоохранение, повышение его качества в обозримом будущем не приведет к существенному увеличению ожидаемой продолжительности жизни жителей Северной Америки; загрязнение среды и образ жизни (в частности, характер питания и отсутствие физических нагрузок) — главные факторы, которые следует изменить, если мы хотим, чтобы такое увеличение произошло. Основные причины, от которых в настоящее время умирают люди в США и в большинстве европейских стран, — это раковые заболевания (причина многих из них — *канцерогены*, т. е. вещества, вызывающие злокачественный рост, которые содержатся, например, в табачном дыме и асбестовой пыли), сердечно-сосудистые заболевания (повышенное кровяное давление, сердечная недостаточность, атеросклероз и т. п.) и несчастные случаи.



Рис. 6.24. Снижение рождаемости. Пациентка на приеме у врача в центре по планированию семьи в Непале. Плакат на стене демонстрирует радости, связанные с рождением желанного ребенка. В Непале, как и во многих других развивающихся странах, противозачаточные средства приобрести гораздо проще, чем в западных странах; они продаются в сельских лавках и у разносчиков. (U.S. Agency for International Development)

Снижение рождаемости в популяциях человека

Вслед за начавшимся после XVIII в. снижением смертности началось также снижение рождаемости. С понижением рождаемости наиболее явно коррелируют такие факторы, как повышение уровня образования и применение женского труда. Распространение знаний, приводящих к снижению смертности, обычно составляет часть общей программы улучшения образования. Образованные женщины понимают, что им уже не нужно рожать много детей для того, чтобы несколько из них выжило; они начинают также пользоваться противозачаточными средствами. Кроме того, женщины обнаруживают, что они могут внести вклад в повышение благосостояния семьи, если будут тратить меньше времени и сил на выращивание детей и поступят на работу. Такая перспектива обычно кажется женщинам привлекательной даже в тех странах, где религия и обычай предписывают заводить большие семьи.

Для того чтобы снижение рождаемости распространилось по всей популяции, обычно требуется от одного до трех поколений. Пока оно распространяется, смертность находится на низком уровне, но рождаемость остается высокой и популяция очень сильно увеличивается. В настоящее время численность населения земного шара увеличивается со скоростью примерно 70 млн. человек в год. Оно возросло с 500 млн. в 1650 г. до примерно 5 млрд. в 1981 г., а к 2000-му году, согласно расчетам, приблизится к 8 млрд. Увеличение населения вдвое — от 1 до 2 млрд. — заняло 100 лет; удвоение от 2 до 4 млрд. — менее 70 лет, а следующее удвоение произойдет менее чем за 50 лет! Время, необходимое для удвоения численности населения, сильно различается для разных стран; особенно быстрый рост населения наблюдается в самых бедных странах, которые менее всех других способны прокормить своих граждан.

Недавно рост населения земного шара начал несколько замедляться. В период между 1965 и 1974 гг. рождаемость заметно упала и впервые за более чем 50 лет стала снижаться быстрее, чем смертность. Тем не менее в 1975 г.

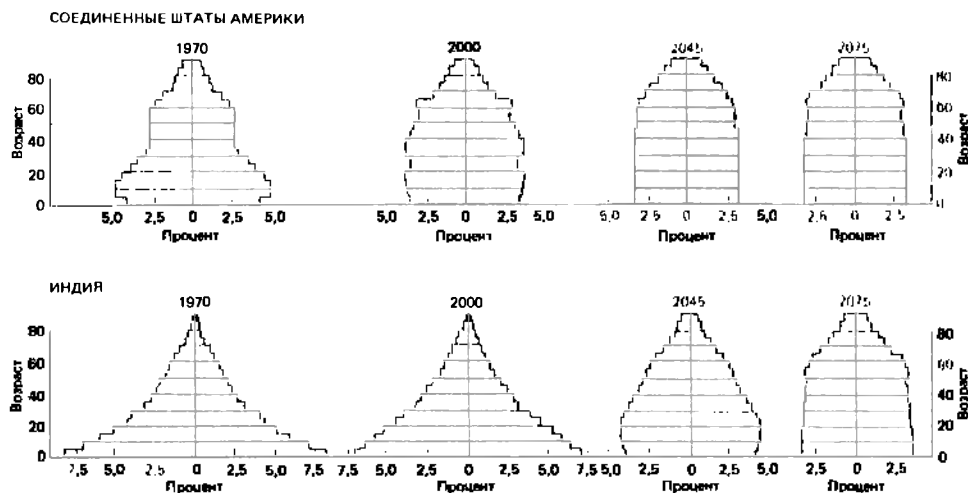


Рис. 6.25. Предсказываемая возрастная структура населения США и Индии, которая будет складываться по мере замедления роста численности. Показана относительная доля каждой возрастной группы в разные годы. Возрастная структура населения Индии в 1970 г. с высоким процентом детей и молодых людей (широкое основание пирамиды) характерна для популяции, которая растет очень быстро. Предпола-

гаемая для обеих стран возрастная структура населения в 2075 г. характеризуется более равномерным распределением по разным возрастным группам вплоть до того момента, когда люди начинают умирать от старости (примерно 60 лет). Подобное распределение характерно для стационарного состояния популяции человека. (Population Reference Bureau, Inc.)

население Земли увеличилось на 1,8%, а в Африке рождаемость все еще продолжала расти. Даже если к 2000-му году рождаемость понизится настолько, что будет лишь уравновешивать смертность, население Земли достигнет по крайней мере 10 млрд. человек. Это объясняется возрастной структурой популяции: в настоящее время больше половины народонаселения составляют люди моложе 25 лет и этим молодым людям еще предстоит произвести на свет потомков (рис. 6.25).

Такой быстрый рост населения земного шара часто называют «демографическим взрывом». Экспоненциальный рост популяции человека напоминает рост популяции бактерий или кроликов, только что попавших в благоприятную среду. Подобно всем взрывам численности, демографический взрыв должен прекратиться, когда на Земле окажется слишком много народу, чтобы каждый человек мог получить достаточное количество какого-то необходимого, но ограниченного ресурса.

Один из таких жизненно необходимых ресурсов — это пища, недостаточное количество которой уже начало замедлять рост численности населения в некоторых странах. Поскольку производство продуктов питания отстает от роста численности населения, голод уже стал широко распространенным явлением. Ежедневно по всему миру 12 000 человек умирают голодной смертью и по меньшей мере 10 млн. детей питаются настолько плохо, что их жизнь находится под угрозой. В одной лишь Индии ежегодно умирают от недоедания миллион детей.

Слова «голодная смерть» означают смерть, наступившую в результате недостатка пищи. Однако большинство людей, которые плохо питаются, уми-



Рис. 6.26. Борьба с недоеданием в Индии: раздача молока детям, страдающим от белковой недостаточности. (U. S. Agency for International Development)

рают не потому, что они получают слишком мало пищи для поддержания своего существования, а потому что их организм слабо сопротивляется заболеваниям, которые при нормальном питании не были бы смертельными. Большинство недоедающих людей потребляет почти все необходимое им число калорий, однако в их рационе недостает белков и витаминов. Заболевания, вызываемые белковой недостаточностью, такие, как квашиоркор, ведут также к задержке умственного развития, в особенности у маленьких детей.

Поэтому в таких случаях причиной смерти следует считать не голодание как таковое, а неполноценное питание. Однако эти слова в значительной мере утрачивают свою действенность, когда мы читаем, что половина подростков в США питается неполноценно. В этом случае они просто означают, что американские подростки потребляют больше калорий и меньше витаминов, чем следовало бы, а вовсе не то, что они могут умереть от насморка или от какой-нибудь кишечной инфекции, которая может убить человека, действительно не получающего полноценного питания.

Человечество пока еще могло бы не голодать. В мире производится достаточное количество продуктов питания, чтобы обеспечить более чем пятимиллиардное население Земли калориями, белками и витаминами, необходимыми для пребывания в добром здравии. Беда в том, что пища и необходимые для ее приобретения доходы распределяются неравномерно. Точно так же, как в описанном выше примере с ондатрами, ресурсы распределены неравномерно; одни люди обеспечены ими сверх меры, тогда как другие голодают. Проблема распределения пищи носит в настоящее время не столько биологический, сколько экономический и политический характер. Однако лишь после того, как мы поймем биологические аспекты этой проблемы, мы сможем судить о том, окажутся ли действенными некоторые из мер, предлагаемых для решения вопросов, связанных с ростом народонаселения земного шара.

Еще до наступления 2000-го года уже почти наверное пищи окажется недостаточно, чтобы прокормить примерно 8 млрд. людей, которые будут к тому времени населять Землю.

Краткое содержание главы

При наличии идеальных условий число особей в данной популяции возрастает экспоненциально со скоростью, варьирующей в зависимости от репродуктивного потенциала данного вида. Репродуктивный потенциал определяет

ся главным образом возрастом родительской особи (самки) при первом акте размножения, однако он зависит также от числа потомков, производимых при каждом таком акте и от продолжительности репродуктивного периода родительских особей. Лишь в редких случаях (а может быть и никогда) скорость роста популяции соответствует ее репродуктивному потенциалу. К числу популяций, отличающихся самым быстрым ростом, принадлежат популяции организмов, интродуцированных в новую благоприятную для них среду.

Численность большинства популяций из года в год колеблется вблизи одной и той же средней величины. Численность некоторых популяций, обитающих в областях с экстремальными климатическими условиями, может удерживаться на определенном уровне не зависящими от плотности стихийными бедствиями (бури, сильные морозы и т.п.). Однако численность большинства популяций обычно ограничивается факторами, зависящими от плотности, которые элиминируют большую долю особей из более плотных популяций. К этим факторам относятся хищничество, болезни и конкуренция за ограниченные ресурсы.

Конкуренция за ресурсы между членами одного вида неизбежна, если только эта популяция не слишком малочисленна. Как правило, конкуренция происходит также между представителями разных видов; она ведет либо к вымиранию одного из конкурирующих видов, оказавшегося более слабым, либо к отбору на адаптации, который снижает конкуренцию между этими видами. Например, каждый вид может специализироваться к использованию лишь определенных частей ограниченного ресурса.

Высокую смертность в популяции могут вызывать хищники. Известно много специализированных хищников и паразитов, которые поддерживают численность популяций своих жертв на низком уровне. Неспециализированные хищники обычно охотятся на ту жертву, численность которой в данное время особенно велика, так что они могут сдерживать взрывы численности какого-либо вида жертвы, однако неспециализированные хищники, по-видимому, редко играют роль основного фактора, ограничивающего численность популяции жертвы.

На численность популяции оказывают влияние многие факторы; основной фактор, фактически регулирующий величину популяции, может быть различным для разных популяций и для одной и той же популяции в разное время.

Вымирание – неизбежная судьба популяций и целых видов. Человек сильно ускоряет процесс вымирания видов, охотясь на животных, интродуцируя в их местообитания хищников или конкурентов, а главным образом тем, что иногда он полностью разрушает их местообитания.

Подобно всем другим организмам, человек обитает в среде, ресурсы которой ограничены. Число людей на земном шаре за последние несколько сотен лет растет экспоненциально в результате улучшения питания и санитарно-гигиенических условий, что привело к снижению смертности, в особенности среди детей раннего возраста. Исторически вслед за снижением смертности в любой стране происходит снижение рождаемости, но лишь по прошествии 1–3 поколений; за это время популяция достигает огромных размеров. В последнюю четверть XX в. подобный процесс происходит во многих развивающихся странах.

Ограниченным ресурсом, сдерживающим демографический взрыв, является, возможно, пища. Ежегодно миллионы людей умирают по причинам, связанным с недоеданием. В настоящее время это происходит оттого, что по по-

литическим и экономическим причинам пища не всегда достается тем, кто в ней нуждается. В конце концов наступит время, когда пищи будет недостаточно, чтобы прокормить всех, и численность населения земного шара стабилизируется.

Проверьте себя

1. Какой из перечисленных ниже факторов не оказывает непосредственного влияния на репродуктивный потенциал?
 - а) возраст самки при первом размножении;
 - б) плотность популяции;
 - в) продолжительность периода фертильности у самки;
 - г) среднее число потомков в помете.
2. Какой из перечисленных ниже факторов с наименьшей вероятностью может оказаться зависящим от плотности фактором, ограничивающим численность популяции?
 - а) паразитизм;
 - б) накопление отходов;
 - в) хищничество;
 - г) суровая зима.
3. Численность популяции из года в год остается постоянной, потому что:
 - а) каждый год гибнет примерно одинаковое число особей;
 - б) организмы размножаются более интенсивно при меньшей плотности популяции и менее интенсивно при большей ее плотности;
 - в) различные факторы среды противодействуют высокому репродуктивному потенциалу популяции;
 - г) организмы прекращают размножение после того, как численность популяции превысит средний уровень.
4. Начертите график длительного роста популяции бактерий, помещенной на питательную среду в чашке Петри.
5. Популяция может расти экспоненциально:
 - а) когда единственным ограничивающим рост ресурсом является пища;
 - б) когда она впервые попадает в подходящее незанятое местообитание;
 - в) только в случае отсутствия хищников;
 - г) только в лаборатории.
6. Если вас попросят разработать программу биологической борьбы с каким-либо конкретным вредителем, выберите ли вы для этого неспециализированных или специализированных хищников?
7. Основной причиной демографического взрыва служит:
 - а) повышение рождаемости;
 - б) женское образование;
 - в) улучшение питания и санитарно-гигиенических условий;
 - г) промышленная революция;
 - д) антибиотики и совершенствование методов медицины.

Вопросы для обсуждения

1. Существует мнение, что уже сейчас народу на Земле живет больше, чем она в состоянии кормить в течение неопределенно долгого времени. Согласны ли вы с таким мнением? Почему?
2. Людей волнует избыточная численность популяций ряда видов. Назовите некоторые из этих видов. Должны ли они вызывать беспокойство? Если да, то почему?
3. Людей волнует также сокращение численности ряда видов, которые, как они считают, находятся на пути к вымиранию. Назовите некоторые из этих видов. Должна ли нас беспокоить возможность их вымирания? Если да, то почему?
4. Каким образом такой проект, как засыпка болота и строительство на его месте жилых домов или шоссе с движением в четыре ряда, может нанести вред популяциям обитающих в этом районе организмов?
5. В начале 70-х гг. рождаемость (число новорожденных в год на 1000 женщин репродуктивного возраста) в США понизилась. Почему численность населения продолжает тем не менее расти?
6. Какими факторами обусловлено увеличение возраста, в котором женщины рожают первого ребенка?
7. Две женщины, родившиеся в один и тот же год, родили девочек-близнецов каждая. Одна из них (А) родила в 18 лет, а другая (Б) – в 36. Каждая из дочерей в свою очередь родила девочек-близнецов в том же возрасте, в каком это сделала ее мать. Все матери умирали в возрасте 72 лет.
 - а) сколько потомков было у А к моменту ее смерти?
 - б) сколько потомков было у Б к моменту ее смерти?
 - в) постройте график увеличения численности каждой из этих двух семей на протяжении 144 лет, откладывая по оси ординат число потомков, а по оси абсцисс время. Какие этот график даст сведения об относительном значении для роста популяции числа потомков и возраста матери при рождении детей?

Очерк. Как не быть съеденным?

Быть съеденным – одна из опасностей, угрожающих каждому живому существу. Здесь мы расскажем о некоторых из наиболее интересных способов защиты от хищников, возникших у разных организмов в процессе эволюции.

Химические средства защиты – разного рода ядовитые вещества – имеются у многих растений и животных. Растение может выжить, если какое-нибудь растительноядное животное, съев несколько его листьев, испытает отвращение и в дальнейшем будет избегать его; при этом существенного вреда растению не наносится. У животных дело обстоит иначе: всего один укус хищника может оказаться для них смертельным. Поэтому у животных химические средства защиты часто носят форму обрызгивания, укусов или уколов, наносимых хищнику, прежде чем он успеет причинить вред жертве. Жуки-бомбардиры направляют на хищников струю обжигающего (100°C) секрета; скорпионы, пчелы и осы жалят их; некоторые многоножки и жуки выделяют капельки раздражающих или ядовитых химических веществ.



Рис. 6.27. Колючие края и верхние поверхности листьев этого остролиста отпугивают от него растительноядных животных. (William Camp)



Рис. 6.28. Иглобрюх. (Bruce Robison)

Среди позвоночных особенно хорошо известны своими химическими средствами защиты скунсы и ядовитые змеи, но можно привести и другие примеры. Колумбийские индейцы смазывают кончики своих боевых стрел ядом, содержащимся в кожной слизи маленьких зеленых лягушек-древолазов; чтобы убить человека, достаточно всего лишь 3 мкг этого яда, поражающего нервы и мышцы. Сходное ядовитое вещество содержится в яичниках и в других тканях иглобрюха (рис. 6.28) – дорогостоящего японского деликатеса. Японские повара должны иметь патент на приготовление блюд из этой рыбы: однако, поскольку всего лишь 1–2 мкг этого яда вызывают смерть, время от времени все же наблюдаются случаи отравления.

Некоторые животные заимствуют чужие химические средства защиты. Ярко окрашенные морские голожаберные моллюски (рис. 3.16, Б) питаются кораллами и актиниями, которые снабжены многочисленными стрекательными клетками. Каким-то неизвестным способом моллюски переносят эти клетки в собственную кожу и используют их против потенциальных врагов. Аналогичным образом бабочка-данаида становится ядовитой, потому что получает кардиотоксические вещества от гусеницы, питающейся на ваточнике (рис. 6.29).

Многие животные, обладающие эффективными средствами защиты, отличаются очень броской окраской подобно скунсам, некоторым осам, голожаберным моллюскам, ядовитым рыбам и лягушкам. Это не случайно: яркая окраска заранее предупреждает потенциальных хищников об опасности.

Предупреждающая окраска служит наилучшей защитой от тех хищников, которые обладают хорошим зрением и способны к научению. Совершенно



Рис. 6.29. Гусеница данаиды, поедающая листья ваточника. (William Camp)

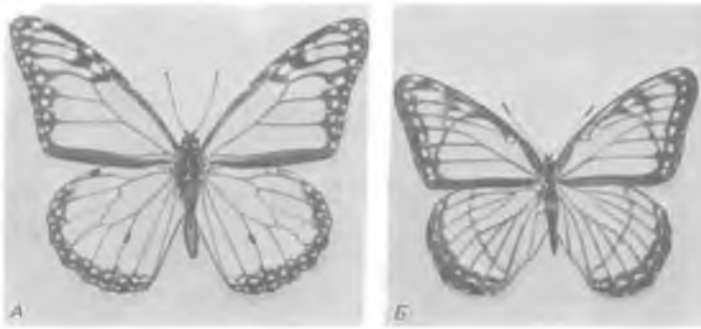


Рис. 6.30. Бабочка-данаида (А) защищается от нападений со стороны птиц ядовитыми веществами, которые она в себе содержит. Другая

бабочка, *Limenitis archippus*, съедобна, но птицы избегают ее, принимая за данаиду, на которую она похожа. (Biophoto Associates, N. H. P. A.)

очевидно, что хищники не появляются на свет, зная о том, что им следует избегать оранжево-черных бабочек: они должны научиться этому. Как показали эксперименты, голубая сойка, однажды испытав неприятные последствия, вызванные поеданием бабочек-данаид, не пытается есть бабочек *Limenitis archippus*, имеющих сходную окраску (рис. 6.30).

Если хищники способны научиться избегать всех насекомых, имеющих черно-оранжевые крылья, то съедобному незащищенному виду такая окраска может быть чрезвычайно выгодна. А поскольку природа никогда не упускает полезных возможностей, на свете существуют съедобные животные, обеспечивающие себе защиту тем, что они подражают предупреждающей окраске ядовитых или опасных в каком-то другом отношении животных. Вы сами, возможно, испытывали на себе воздействие такой мимикрии, предусмотрительно избегая контактов с безобидной мухой с черными и желтыми полосками на брюшке и перетянутой «талией» осы (см. рис. 1.3).

Однако ни одно из защитных приспособлений не обеспечивает полной безопасности. Поскольку хищник и жертва непрерывно заняты эволюционной «гонкой вооружения», у любого животного всегда будут враги, способные научиться избегать его жала или выработавшие в процессе эволюции такой биохимический состав тканей, что содержащиеся в организме жертвы ядовитые вещества не причиняют им вреда. Большинство птиц избегает ос и пчел, однако некоторые птицы, такие, как сорокопуды и осоед, благодаря особенностям своего поведения, поедают этих насекомых. Выработавшаяся в процессе эволюции способность поедать животных, обладающих средствами защиты, чрезвычайно выгодна, поскольку при этом хищник получает доступ к источнику пищи, конкуренция за который будет невелика.



Рис. 6.31. Покровительственная окраска. Окраска многих животных сливается с субстратом, на котором они находятся. Если такое животное сохраняет неподвижность или же передвигается очень медленно, то оно мало заметно для хищников. Можете ли вы найти на этой фотографии двух закамуфлированных животных? (William Camp.)

Глава 7

Эволюция человека и экология

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Объяснить роль в эволюции человека каждого из перечисленных ниже факторов: хождение на двух ногах, гибкие кисти рук с противопоставляющимся большим пальцем, стереоскопическое зрение, большой объем головного мозга и использование орудий труда.
2. Дать определения следующим терминам и уметь ими пользоваться: охотник-собиратель, сельское хозяйство, сельскохозяйственная революция, монокультура, загрязнение среды.
3. Объяснить, почему сельскохозяйственную революцию считают причиной резкого увеличения народонаселения.
4. Сравнить эффективность потребления растительной и животной пищи.
5. Изложить биологическую основу зеленой революции и объяснить ее значение для человеческого общества, экономики и экологии. Объяснить, почему зеленая революция оказалась менее эффективной в смысле повышения производства продуктов питания, чем первоначально ожидали ее сторонники.
6. Объяснить, каким образом сельское хозяйство, эрозия почвы, использование ископаемого топлива и производство пластмасс способствуют загрязнению среды, и обсудить возможные меры для предотвращения этого.
7. Объяснить смысл выражения «трагедия общинных земель»; почему так трудно решить проблемы загрязнения и разрушения среды.

Все люди, населяющие Землю в настоящее время, принадлежат к виду *Homo sapiens* (homo – человек, sapiens – разумный). Наиболее важные признаки *Homo sapiens* – вертикальное положение тела и хождение на двух ногах, очень хорошо развитый головной мозг и гибкие кисти рук. Совокупность этих признаков дает человеку возможность использовать окружающую среду для того, чтобы кормить и одевать всю свою многочисленную популяцию и создавать паразитические цивилизации. Однако бесцеремонное и нередко враждебное



Рис. 7.1. Разнообразие среды обитания человека – сельская местность (А) и город (Б).

обращение со всеми видами живых существ (в том числе и с человеком) стало оборачиваться против нас самих. Мы с запозданием начинаем понимать, что наша планета представляет собой закрытую экосистему с ограниченным пространством и ограниченными запасами энергии и что мы потребляем и уничтожаем ее ресурсы быстрее, чем природа способна восстанавливать их. По мнению некоторых ученых, мы просто играем в природе ту роль, которая нам предначертана и которой мы не можем избежать: изменяем среду до такой степени, что она уже не в состоянии обеспечивать наше существование, и прокладываем путь другим видам (возможно, некоторым насекомым), которые в один прекрасный день завладеют Землей. По мнению других, мы сумеем разрешить наши экологические проблемы, так же как мы справились со столь многими другими проблемами.

Рост численности популяции человека (обсуждавшийся в гл. 6) в конечном счете лежит в основе большинства других наших экологических проблем. Демографический взрыв начался еще тогда, когда первобытные племена стали добывать пищу не охотой и собирательством, а возделыванием земли – перемена, оказавшая глубочайшее воздействие на историю человечества.

В этой главе мы рассмотрим некоторые стоящие перед нами экологические проблемы и немного расскажем об эволюционных событиях, которые помогут объяснить, как мы попали в это затруднительное положение.

7.1. Эволюция человека

Homo sapiens – один из представителей млекопитающих, относящихся к отряду приматов, к которым принадлежат также тупайи, долгопяты, лемуры, лори и обезьяны, в том числе человекообразные обезьяны (табл. 7.1). Среди

Таблица 7.1. Отряд приматов

Низшие приматы или полуобезьяны (Prosimii)
Тупайи, лемуры, лори, галаго, долгопяты
Высшие приматы, или обезьяны (Anthropoidea)
Обезьяны Нового Света, в том числе капуцины, мармозетки
Обезьяны Старого Света, в том числе макаки, павианы
Высшие узконосые обезьяны (Hominoidea)
Человекообразные обезьяны: гиббон, орангутан, горилла, шимпанзе
Люди (Hominidae): <i>Australopithecus</i> (вымерший предчеловек), <i>Homo erectus</i> , <i>H. neanderthalensis</i> , <i>H. sapiens</i>



Рис. 7.2. Бесхвостый макак, или варварийская обезьяна, из Гибралтара со своим детенышем. (Biophoto Associates.)

ныне живущих приматов представлены различные стадии эволюции этой группы — от животных, сходных с примитивными млекопитающими мелового периода, до крупных человекообразных обезьян и человека.

Самые характерные адаптивные признаки приматов связаны с чрезвычайно высоким развитием некоторых отделов нервной системы, в особенности тех отделов головного мозга, от которых зависит разумное поведение и способность мышц к ловким и тонким действиям. Такое развитие нервной системы тесно связано с *древесным* образом жизни предковых приматов и многих современных форм. Для древесного образа жизни необходимы ловкость и хорошо развитые органы чувств. Животному, которому приходится прыгать с ветки на ветку, особенно необходимо хорошее зрение. У большинства приматов оба глаза смотрят вперед и поэтому видят одно и то же; два налагающихся одно на другое одинаковых изображения создают *стереоскопическое* (объемное) зрение (рис. 7.2). (Сравните свое восприятие глубины при использовании одного и обоих глаз для такой простой операции, как вдвигание иглы в иголку.)

В процессе эволюции приматов лицевая часть черепа у них постепенно становилась короче. Это изменение носит, вероятно, адаптивный характер, так как при этом ничто не препятствует направленным вперед глазам смотреть на окружающий мир. Укорочение морды сопровождалось укорочением челюстей и утратой части зубов.

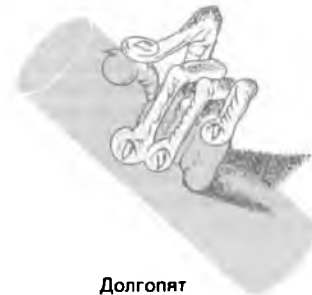
У приматов на всех конечностях имеется по пяти пальцев, причем обычно один палец хотя бы в какой-то степени противопоставляется остальным четырем; благодаря этому животное может схватывать и удерживать древесную ветку или пищу. Пальцы заканчиваются чувствительными подушечками и часто снабжены уплощенными ногтями, а не изогнутыми когтями, как пальцы других млекопитающих (рис. 7.3).

На ранних стадиях эволюции приматов какая-то полуобезьяна, напоминающая по виду мышь, перешла к жизни на деревьях. Ныне живущие родичи этой полуобезьяны — тупайи — также очень похожи на крыс или мышей. Наиболее продвинувшийся в эволюционном отношении представитель полуобезьян — индонезийский долгопят, обитающий на деревьях и ведущий ночной образ жизни; у долгопята огромные глаза, полностью стереоскопическое зре-



Тупай

Рис. 7.3. Кисти передних конечностей приматов — от сравнительно малоподвижных снабженных когтями пальцев тупайи до кисти человека, у которого на пальцах имеются ногти, а большой палец полностью противопоставляется четырем остальным.



Долгопят



Макак



Человек

ние, и его пальцы снабжены не когтями, а ногтями (рис. 7.3,Б). Кроме того, верхняя губа покрыта у него волосами, как у высших приматов, а лицо подвижное и выразительное. У высших приматов средством общения служит мимика — это отражает переход к зрению как доминирующему чувству; у большинства же других млекопитающих для обмена информацией служит обоняние.

Высшие приматы (обезьяны, в том числе человекообразные, и человек) обладают стереоскопическим цветовым зрением, округлым черепом и относительно большим хорошо развитым головным мозгом, благодаря которому они способны научиться сложным формам поведения. Несмотря на то что большинство обезьян при передвижении используют все четыре конечности, они могут подолгу сидеть выпрямившись; кроме того, некоторые древесные обезьяны немало времени находятся в вертикальном положении, когда они перебрасывают тело с ветки на ветку, цепляясь за них передними конечностями, — способ передвижения, называемый *брахиацией*. Прямохождение сыграло огромную роль в эволюции антропоидов, так как оно освободило передние конечности, что позволило использовать их для манипуляций с пищей, ухода за детенышами и выполнения различных других функций.

В настоящее время существует только четыре рода человекообразных обезьян: гиббон, орангутан, горилла и шимпанзе. Все они живут в Старом Свете и по своему строению и поведению занимают промежуточное положение между остальными обезьянами и гоминидами (представителями семейства людей). Головной мозг у человекообразных относительно крупнее, чем у других обезьян; кроме того, у них нет хвоста, поэтому сидеть, выпрямив спину, им удобнее. Человекообразные обезьяны, так же как и гоминиды, обла-



Рис. 7.4. Шимпанзе – самый близкий родич человека из всех ныне живущих видов. Шимпанзе не моногамны, но для них характерны прочные семейные узы, сохраняющиеся и в зрелом возрасте, и они способны вступать в дружеские отношения с неродственными им животными. Живут группами, охраняя свои недостаточно четко ограниченные территории от вторжения членов других групп. Шимпанзе чувствуют себя одинаково уверенно, передвигаясь на четырех конечностях по земле или цепляясь за ветки деревьев передними конечностями и перебрасывая тело с верхушки одного дерева на верхушку другого. Ночь они проводят в гнездах, небрежно устроенных на деревьях. Шимпанзе питаются главным образом плодами и другой растительной пищей, но они могут лакомиться и мясом, которое добывают, охотясь совместно на мелких грызунов и мелких обезьян; кроме того, они поедают муравьев, раскапывая муравьиные кучи (иногда при этом пользуются орудиями); известны также случаи каннибализма. Шимпанзе общаются между собой при помощи звуковых сигналов, мимики и жестов. В неволе шимпанзе научаются кинетическому языку и, по мнению некоторых исследователей, обладают близкой к человеческой способностью пользоваться языком. (Biophoto Associates.)

дают широкой грудной клеткой, однако эти две группы различаются тем, что у обезьян передние конечности и позвоночник более приспособлены к брахиации, нижние конечности специализированы, а клыки и резцы крупнее и мощнее, чем у гоминид. Гориллы и шимпанзе проводят много времени на земле; передвигаясь, они опираются на задние конечности и на костяшки пальцев передних конечностей, что дает им возможность использовать сами пальцы для переноски таких предметов, как пища или камни.

За несколько последних десятилетий биохимики разработали методы определения эволюционного родства организмов на основе сравнения строения их хромосом и белков. Белки синтезируются в соответствии с «инструкциями» (см. гл. 15), заключенными в генах; чем больше сходства между белками у представителей двух данных видов, тем более сходны их генетические карты и тем ближе родство между видами (дальнейшее обсуждение этого вопроса см. в гл. 15). Белки человека и белки шимпанзе сходны на 99%. Эти данные, а также сходство в строении тела и поведении, позволяют считать шимпанзе самыми близкими нашими родичами из всех ныне живущих организмов (рис. 7.4). Биологи не считают, что человек произошел непосредственно от шимпанзе; по их мнению, оба вида произошли от какого-то общего обезьяноподобного предкового вида, жившего несколько миллионов лет назад, и их отделяют друг от друга, вероятно, несколько вымерших видов. Предковая линия, ведущая к гориллам, отделилась от линии гоминиды – шимпанзе несколько раньше; еще раньше возникла ветвь, приведшая к орангутанам.

Очень немногие области исследования – и среди них поиски ископаемых остатков наших предков – вызвали столько споров и создавали такую путаницу. Многие находки состоят лишь из нескольких зубов (они благодаря своей твердости лучше сохраняются) и обломка челюсти или одной из костей ноги и нескольких обломков черепа. По таким остаткам ученые могут делать



Рис. 7.5. Примерно два с половиной миллиона лет назад в африканской саванне обитали представители рода *Australopithecus*, ходившие на

двух ногах, жившие на земле и умевшие пользоваться орудиями.

выводы о характере питания, размерах головного мозга и положении тела. Легко представить себе, как это не просто; и действительно, ученые часто расходятся во мнениях о том, как следует интерпретировать тот или иной признак. Недавно антропологи нашли ряд очень важных ископаемых остатков и повторно проанализировали все имеющиеся данные. Это позволило частично устранить неясности, но тем не менее оставило ряд существенных пробелов.

Поскольку нашими ближайшими ныне живущими родичами являются африканские человекообразные обезьяны, поиски предполагаемого общего предка этих обезьян и человека велись главным образом в Африке. В миоцене (25–13 млн. лет назад) многие лесистые области превратились в открытые степи. По-видимому, в этот период какие-то обезьяноподобные формы вышли из лесов; у одного возможного предка гоминид из миоценовых отложений Африки и Азии обнаружена тенденция к хождению на двух ногах.

По мнению антропологов, гоминиды дивергировали от человекообразных обезьян от 10 до 4 млн. лет назад, но у нас нет почти никаких ископаемых остатков по предкам гоминид, относящимся к этому периоду. Первые несомненные остатки гоминид, возрастом от 4 до 3,5 млн. лет, найдены в Эфиопии и отнесены к роду *Australopithecus*. Почти полный скелет австралопитека, прозванного Люси, принадлежит взрослой женщине, жившей примерно 3,5 млн. лет назад. При жизни она ходила на двух ногах, т.е. выпрямившись; рост ее достигал одного метра, хотя мужчины, относившиеся к тому же виду, были крупнее. Вопрос о том, вела ли Люси полностью наземный образ жизни или проводила значительную часть времени на деревьях, вызывает разногласия. Зубы австралопитеков были очень сходны с зубами современного человека (небольшие резцы и клыки); однако большие массивные челюсти и головной мозг, который был незначительно крупнее, чем у ныне живущих человекообразных обезьян, приближают их к последним. По-видимому, эти гоминиды собирали падаль и охотились (рис. 7.5).

Более поздние австралопитеки были, несомненно, прямоходящими и жили на земле, так что руки у них были свободны и они могли ловить животных, бросать камни и совершать другие действия. Кучи костей животных, находимые вместе с ископаемыми остатками австралопитеков, относящимися

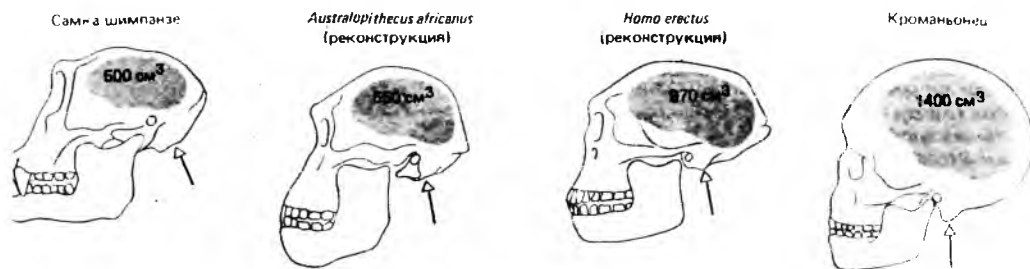


Рис. 7.6. Изменения черепа в ряду от человекообразной обезьяны до человека. Объем черепной коробки увеличивался; место сочленения головы и шеи (показано стрелкой) смеща-

лось у гоминид по мере выпрямления положения тела; а с переходом от питания растительной пищей ко всеядности величина зубов и челюстей уменьшилась.

к периоду около 2,5 млн. лет назад, свидетельствуют о том, что мясо стало постоянной частью их диеты. Эти гоминиды пользовались также грубыми каменными орудиями. Можно лишь строить гипотезы, что преимущества, создаваемые кооперированием во время охоты и групповой защитой, могли вызвать отбор, приведший к развитию языка как средства общения.

Homo erectus – вид, от которого, как полагают, произошел современный человек, появился примерно 1,5 млн. лет назад. Его челюсти, зубы и надбровные дуги все еще оставались массивными, но объем головного мозга у некоторых индивидуумов был почти таким же, как у современного человека (рис. 7.6). Некоторые кости *H. erectus* найдены в пещерах; это позволяет предполагать, что у него было более или менее постоянное жилище. Кроме костей животных и довольно хорошо выделанных каменных орудий, в некоторых пещерах обнаружены кучи древесного угля и обгоревшие кости, так что, по-видимому, в это время австралопитеки уже научились добывать огонь. Возможно, что этот обычай возник в результате использования природного огня для того, чтобы согреться или приготовить пищу, а также для расщепления камней.

Эта стадия эволюции гоминид коррелирует с заселением выходцами из Африки других более холодных областей. Выдержать холодные зимы, не выработав сложных видов поведения или технических навыков, было бы невозможно. Очевидно, дочеловеческий головной мозг *Homo erectus* был способен находить социальные и технические решения (огонь, одежда, запасание пищи и совместное проживание в пещерах) проблем, связанных с необходимостью выжить в зимнюю стужу.

Давления отбора, обусловившие эволюцию самой выдающейся особенности человека – большого головного мозга, все еще неясны и широко обсуждаются. Это обсуждение затрудняется тем, что ученые так и не пришли к единому мнению по вопросу о том, какова зависимость между величиной мозга и развитием кистей рук, с одной стороны, и разумным поведением – с другой. Мы до сих пор все еще недостаточно хорошо изучили собственный мозг, не говоря уже об оставшемся в далеком прошлом мозге древних гоминид, а поэтому можем лишь строить догадки о том, когда и при каких давлениях отбора происходили те или иные изменения.

Неандертальца, головной мозг которого имел такие же размеры, как мозг современного человека, а череп все еще оставался тяжелым, иногда относят к виду *Homo sapiens*. Неандертальцы появились примерно 100 000 лет назад. Остатки вполне современного представителя *H. sapiens* впервые обнаружены в отложениях возрастом 40 000 лет.

7.2. Охота и собирательство

На протяжении большей части своей эволюционной истории люди были *кочевыми охотниками и собирателями*, т.е. убивали диких животных и собирали растения, чтобы прокормиться. Объединяясь в группы, люди могли охотиться на крупных животных или устраивать им западню; в умеренных областях они могли заморозить или закоптить часть добытого мяса, с тем чтобы сберечь его на зиму, когда наступят холода. Летом они, вероятно, добывали мясо, расставляя ловушки на мелких млекопитающих, но главным источником пищи служили растения (зерна, плоды, орехи, корни, ягоды). Использование огня позволило расширить набор растительной пищи. Варка удаляет из растений многие летучие ядовитые вещества, а также делает растительные материалы мягче и облегчает их переваривание.

Общественная организация и общение между индивидуумами, необходимые при таком образе жизни, создают сильные давления отбора, направленные на развитие языка, разного рода ритуалов, законов и обычаев. Отражения этого мы находим в разукрашенных орудиях, посуде и жилищах, начавших появляться в Европе и Азии примерно 20 000 лет назад.

Образ жизни охотников-собирателей значительно менее обременителен, чем можно себе представить. Им не приходится вести непрерывную борьбу с вредителями, засухой и голодом, преследующими земледельческие общины. Во время недавней засухи южноафриканские фермеры голодали, тогда как бушмены, живущие в пустыне Калахари и занимающиеся охотой и собирательством, питались хорошо. Эта способность выжить в периоды недостатка пищи объясняется тем, что численность большинства племен охотников-собирателей поддерживается на гораздо более низком уровне, чем тот, который может прокормить занимаемая ими территория. К числу применяемых ими способов регуляции численности популяции относятся аборты, умерщвление младенцев, позднее вступление в брак, воздержание от половых сношений и длительное кормление грудью (женщины редко беременеют во время кормления младенцев). Кроме того, диета у этих популяций охотников-собирателей сбалансирована лучше и частота хронических заболеваний, приводящих



Рис. 7.7. Бушмен из пустыни Калахари — представитель племени охотников-собирателей. (Biophoto Associates.)

к потере трудоспособности, среди них не выше, чем в общинах, занимающихся сельским хозяйством.

Несмотря на то что бушмены Калахари и коренные обитатели Австралии живут в негостеприимных пустынях, они тратят всего лишь около 15 ч в неделю на собирание и приготовление пищи. Дети у них начинают работать лишь после того, как сами вступают в брак, а престарелые люди окружены заботой, и к ним относятся с почтением. В отличие от этого большинство людей в земледельческих общинах работают не менее 60 ч в неделю и тратят около 70% заработанных денег (эквивалент 42 ч работы) на еду. Даже в богатых западных странах с наилучшими сельскохозяйственными угодьями люди тратят около трети своих доходов на приобретение продуктов питания.

Возможно, что причиной, побудившей популяцию человека сменить существование за счет охоты и собирательства на тяжкую жизнь примитивных землепашцев, было не стремление облегчить свою жизнь, а давление численности. Занимаясь земледелием, можно, как правило, прокормить больше народу на данной площади, чем за счет охоты и собирательства. В области, где какое-то нарушение социальной структуры привело к тому, что люди перестали применять методы регуляции численности популяции, земледелие могло оказаться предпочтительным способом обеспечения существования. Вероятно, на первых порах земледелие сочеталось с охотой и собирательством. Полный переход к сельскому хозяйству произошел позднее. К тому времени, когда Колумб открыл Америку, землепашцы вытеснили племена охотников-собирателей на большей части земного шара. Охотничьи племена сохранялись главным образом в некоторых частях Африки, обеих Америк и Австралии. В настоящее время охотничьих племен осталось очень мало.

7.3. Возникновение сельского хозяйства

Сельское хозяйство состоит в разведении животных и растений, которые используются для получения пищи и изготовления одежды и уходе за ними (рис. 7.8). Оно, по-видимому, возникло во многих частях земного шара примерно в одно и то же время, около 10000 лет назад.

Вскоре после того как человек начал разводить растения семенами, выращиваемые линии растений стали отличаться от своих дикорастущих родичей. Например, однолетние злаки, колосья которых не раскрываются и семена не высыпаются, легче собирать для того, чтобы высеять. Поэтому люди выбирали растения, у которых семена не высыпались слишком легко, и этот признак быстро распространялся в любой популяции выращиваемых растений.

Точно так же для выведения домашних животных выбирали преимущественно покладистых животных с небольшими рогами и длинной шерстью. Можно вообразить, что примитивная земледельческая община вела отбор на элиминацию генов норовистого барана с большими рогами, приготовляя из него главное блюдо на каком-нибудь пиршестве. Так в результате сочетания преднамеренного и бессознательного отбора первые крестьяне выводили животных и растения, мало похожих на своих диких предков.

Переход от охоты и собирательства к оседлому сельскому хозяйству оказал такое огромное воздействие на человеческое общество, что его нередко называют *сельскохозяйственной революцией* (не следует смешивать ее с промышленной революцией конца XVIII в., которая также повлекла за собой новшества, увеличившие продуктивность сельского хозяйства).

Сельскохозяйственная революция оказала также глубокое влияние на эво-

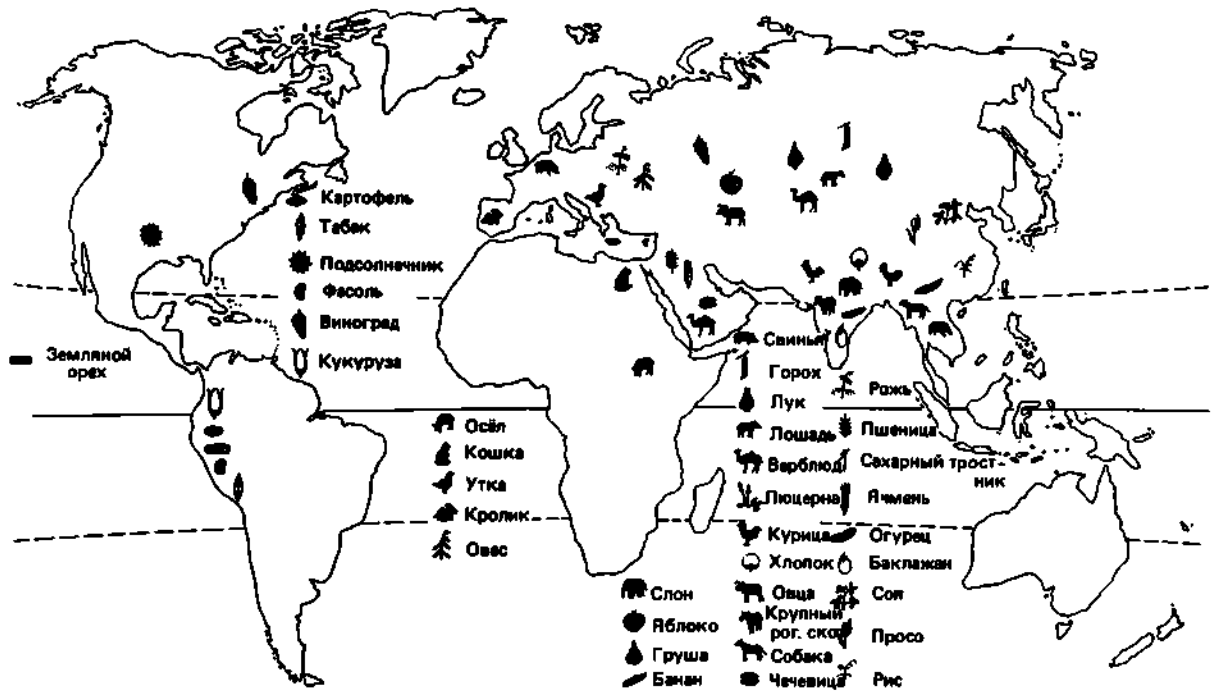


Рис. 7.8. Области, где, согласно предположениям ученых, впервые стали выращивать некоторые растения и одомашнивать некоторых животных.

люцию человека. Одно из самых важных ее последствий заключалось в том, что она сделала возможным накопление материальных благ. Кочевые охотничьи племена путешествуют со скудными пожитками; земледельцы, живущие на одном месте, могут накапливать столько имущества, сколько они в состоянии приобрести. Сама земля может превращаться в собственность и передаваться по наследству.

Демографический взрыв, ставший сегодня мировой проблемой, — результат развития сельского хозяйства. Община, занимающаяся сельским хозяйством, обычно перестает регулировать свою численность. Это объясняется отчасти тем, что дети, не принимавшие существенного участия в охоте и собирательстве, становятся теперь рабочей силой. Кроме того, наследование земли и движимого имущества приобретает более важное значение. Желание иметь детей, чтобы они унаследовали дом и хозяйство и заботились о престарелых родителях, — тема, постоянно фигурирующая в мифологии и литературе. Земледельцы вытеснили охотников-собирателей на большей части земного шара главным образом потому, что численность их увеличивалась быстрее.

Одно из ярко выраженных последствий развития сельского хозяйства заключалось в быстром распространении разделения труда в пределах данной группы. Поскольку небольшая часть группы способна обеспечивать пищей всех своих членов, остальные люди могли становиться строителями, пекарями или заниматься торговлей. В конце концов люди смогли даже позволить себе такую роскошь, как становиться профессиональными поэтами, учеными и ху-

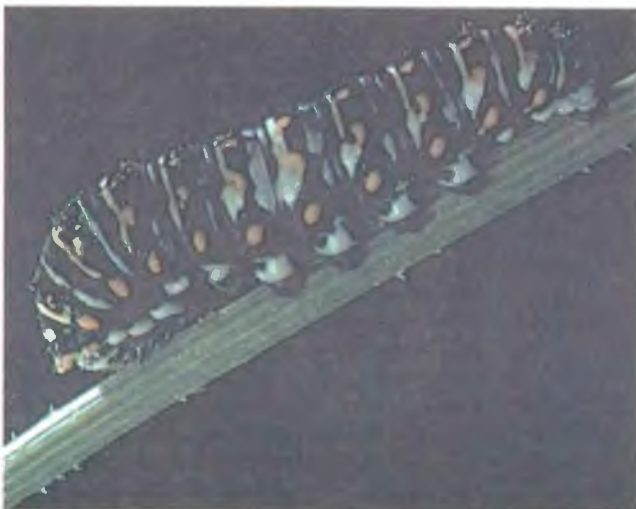
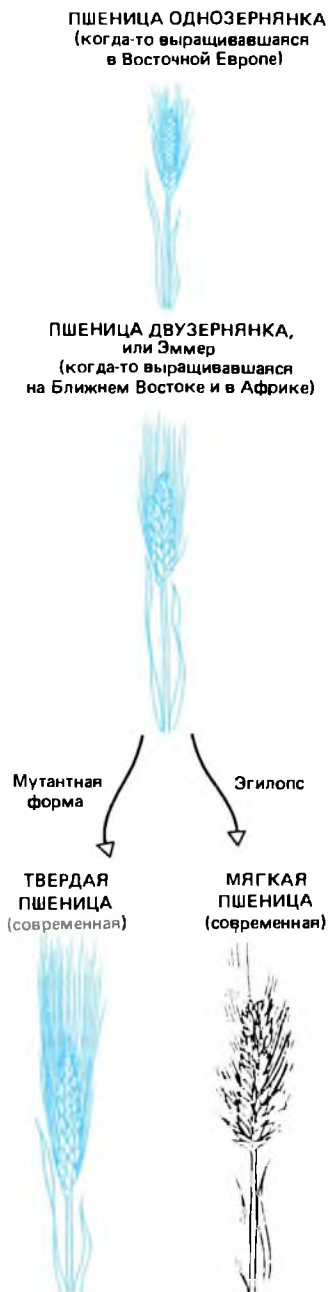


Рис. 7.9. Два старых и два современных сорта пшеницы. Твердая пшеница выведена от одного из сортов эммера, а мягкая – путем скрещивания между эммером и эгилопсом.

Рис. 7.10. Вредители сельскохозяйственных культур. Вверху. Слизень (Milton Love). В середине. Колорадский жук (Paul Feeny). Внизу. Гусеница махаона – вредитель моркови (May Berenbaum).

дожниками, которые никак не участвовали в удовлетворении первоочередных материальных потребностей своей группы, но создавали основу ее культурной жизни.

7.4. Вредители сельского хозяйства

С самого возникновения сельского хозяйства оно терпело бедствия от всевозможных вредителей – насекомых, сорняков, возбудителей заболеваний, паразитов, птиц и грызунов, поражающих домашний скот, уничтожающих урожай на корню и запасы продовольствия и таким образом конкурирующих с человеком за пищу.

В большинстве областей земного шара культурные растения гораздо сильнее подвержены массовому уничтожению со стороны вредителей, чем домашние животные. Экологические причины этого понять нетрудно. Во-первых, поскольку нас никак не устраивает, чтобы растения, дающие нам пищу, были покрыты колючками или содержали большие количества ядовитых веществ, мы упорно в процессе селекции уничтожали у растений физические и химические средства защиты, благодаря которым их дикорастущие родичи спасаются от растительноядных животных. Во-вторых, предки большинства наших культурных растений были странствующими видами (разд. 4.6), отличающимися очень рассеянным распространением в природе, что затрудняло их обнаружение и являлось, таким образом, одним из средств защиты этих растений от растительноядных животных. При *монокультуре* (большие площади заняты одним видом) вредителям очень легко находить кормовое растение. Утверждение растениеводов о том, что подсев одной культуры к другой снижает урон, наносимый вредителями, справедливо: как показали эксперименты, если растения одного вида перемежаются с растениями другого вида, имеющими иной облик и иной химический состав, то меньшее число специализированных насекомых-вредителей сможет найти кормовое растение. Таким образом, для небольших «смешанных» хозяйств (вначале все хозяйства были только такими), где выращивается много разных растений, проблема насекомых-вредителей стоит далеко не так остро, как для крупных современных товарных хозяйств.

В больших товарных хозяйствах, где тысячи гектаров заняты какой-либо одной культурой, проблему борьбы с вредителями обычно пытаются решить, применяя все возрастающие дозы *пестицидов* – химических веществ, убивающих вредителей (главным образом насекомых). Дозы приходится все время увеличивать, поскольку у насекомых вырабатывается устойчивость к пестицидам; это происходит точно таким же образом, как возникновение в процессе эволюции устойчивости к природным инсектицидам, продуцируемым самими растениями. Другая отрицательная сторона использования пестицидов состоит в том, что они стекают в водоемы, загрязняя источники водоснабжения. Все пестициды в большей или меньшей степени токсичны для человека, и смертность от них все возрастает. Поэтому специалисты по сельскому хозяйству изучают другие методы борьбы с вредителями растений. Некоторые снова экспериментируют со смешанными насаждениями; другие пытаются применять биологические методы борьбы.

К числу *биологических методов борьбы* принадлежат такие меры, как интродукция хищника или паразита данного вредителя или нарушение его размножения путем отлова самцов, которых приманивают с помощью синтетических половых аттрактантов (рис. 7.11).



Рис. 7.11. Отлавливание непарного шелкопряда. В проволочной петле (в центре картинки) закреплена черная полоска, содержащая инсектицид, и белый квадратик, пропитанный синтетическим половым аттрактантом, который соответствует аттрактанту, выделяемому самкой непарного шелкопряда. Как только белый квадратик освобождают от конверта, в который он был запечатан, к нему слетается множество самцов шелкопряда. Петля вставлена в ловушку. Аттрактант заманивает в ловушку только самцов непарного шелкопряда, так что гибнут от инсектицида только они. (William Camp.)

В США за последние годы уделяется все больше внимания *интегрированной борьбе с вредителями*, т.е. сочетанию биологических и химических методов. Интегрированная борьба более экономична и меньше загрязняет среду, потому что при этом инсектициды применяют в меньших количествах – только в качестве дополнения к биологическим методам. Специалисты изучают сроки размножения и динамику численности наиболее серьезных вредителей, указывая фермерам, в какое время следует проводить опрыскивание. При этом исключаются массовые опрыскивания, производимые, как правило, наудачу, и снижаются не только расходы на обработку, но и загрязнение среды.

Отнюдь не следует ожидать, что применяемые методы борьбы с вредителями позволят уничтожить их полностью. Сейчас стало очевидным, что избавиться от вредителей нам не удастся и что они всегда будут приспосабливаться к какой-то доле плодов нашего труда. Задача состоит в том, чтобы непрерывно воевать с ними, удерживая эту долю на таком уровне, при котором она не наносит серьезного экономического ущерба. Чтобы достичь этой цели, предстоит пройти долгий путь; так, например, на обработку хлопковых полей расходуется больше пестицидов, чем на любую другую культуру в Северной Америке, и тем не менее ежегодные потери от насекомых-вредителей превышают 500 млн. долларов.

7.5. Эффективность сельского хозяйства

Производство пищи изначально зависит от фотосинтеза, в процессе которого растения используют энергию солнечного света для создания питательных веществ. Культурные растения редко испытывают недостаток в солнечном свете; их рост почти всегда бывает ограничен недостатком влаги, элементов питания (в особенности азота и фосфора) и тепла, так что им удается реализовать лишь небольшую долю своих потенциальных фотосинтетических возможностей. В большинстве областей земного шара наивысшей продуктивности сельского хозяйства достигает на искусственно орошаемых землях. Лишь очень немногие области могут предоставить растениям одновременно и плодородную почву, и достаточное количество осадков, потому что обильные дожди быстро вымывают из почвы питательные вещества.

Растения способны использовать азот лишь в некоторых формах, главным образом в виде нитратов и аммония. В природе такие соединения азота образуются при бактериальном разложении материалов растительного и животного

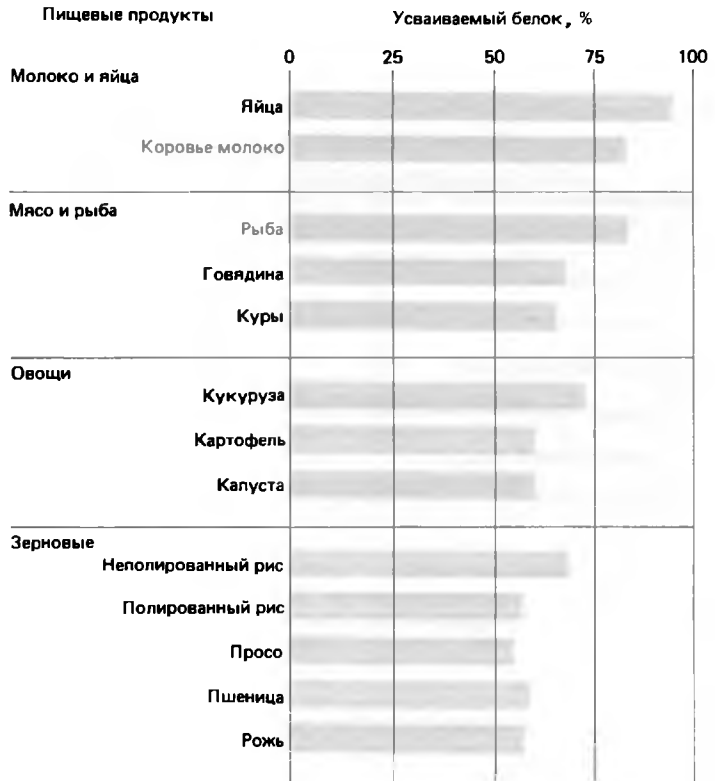


Рис. 7.12. Белковое «качество» различных пищевых продуктов. Реальное усвоение белка — это мера той доли содержащегося в пище белка, которая используется организмом. Чем выше процент усвоения, тем больше отвечает данный продукт потребностям человека в белке. Пища, в которой отсутствуют одна или несколько незаменимых аминокислот, обладает низкой ценностью в смысле усвоения.

го происхождения или же при поглощении ими газообразного азота из воздуха и «фиксации» его в виде химических соединений. Примерно до 1940 г. фермеры обогащали поля азотом, высевая бобовые растения (клевер, люцерну, горох и их родичей), на корнях которых живут азотфиксирующие бактерии (см. рис. 18.11). Однако в настоящее время товарные фермы почти целиком переключились на азотные удобрения, получаемые из природного газа и атмосферного азота. Это обходится дорого, но при этом на единицу площади приходится гораздо больше азота, чем при старом способе. В Индонезии урожай риса удвоился, после того как азот стали вносить в почву в виде неорганических удобрений.

Переход к питанию на более низком трофическом уровне. Как было показано в гл. 5, лишь небольшая часть энергии, полученной данным организмом, становится доступной тем организмам, которые его поедают. Поскольку энергия поступает в экосистему через растения, популяция человека могла бы получать больше энергии и тем самым достигнуть более высокой численности, если бы люди потребляли растения или части растений вместо животной пищи. Обычно от 30 до 40% производимых растением питательных веществ может быть собрано в виде урожая и около 70% этого урожая может быть усвоено людьми.

Содержание белка в растениях варьирует от 6 до 20%. Растение должно расходовать больше энергии на синтез белка, чем на синтез углеводов (сахара, крахмал). Поэтому, когда растение синтезирует белок, количество энергии, которое оно могло бы запасти, уменьшается; следовательно, было бы более эф-

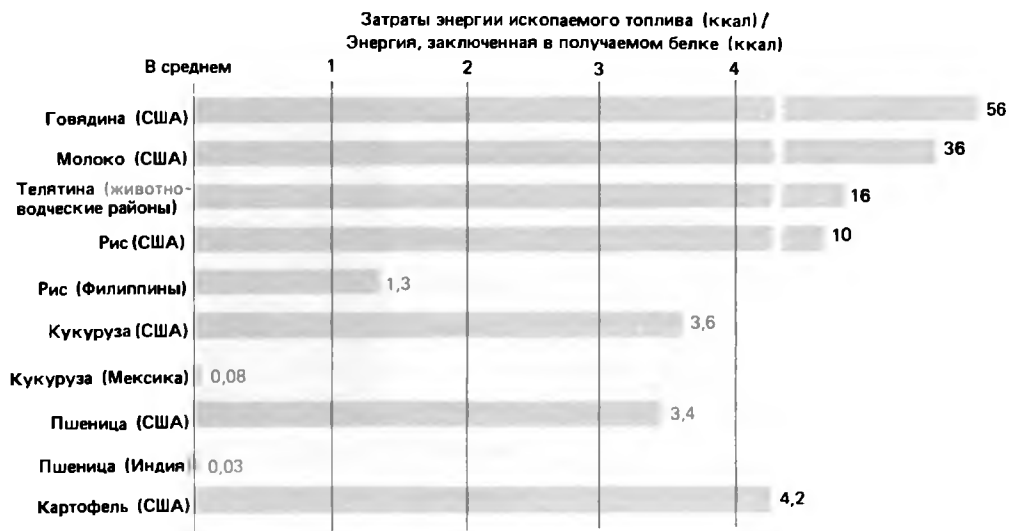


Рис. 7.13. Количество энергии ископаемого топлива, выраженное в килокалориях, затрачиваемое на ферме для производства такого количества пищевого белка, которое эквивалентно одной калории; приведены данные для разных

продуктов в разных странах. Чем больше машин используется в сельском хозяйстве, тем выше число калорий, затрачиваемых на производство продуктов питания. (По данным, предоставленным David Pimentel.)

эффективным выращивать и потреблять растения с более низким содержанием белка, если бы они могли удовлетворять потребности человека в белке (рис. 7.12). Злаки содержат в среднем 10% белка, который по своим пищевым свойствам вполне соответствует потребности взрослого человека. Именно поэтому в мировом сельском хозяйстве в настоящее время зерновые культуры играют такую огромную роль.

Потребление животной пищи как в энергетическом, так и в денежном смысле представляется роскошью. Животные сначала должны потреблять растения; при этом менее 15% поглощенных ими в виде пищи калорий идет на приращение животных тканей или на производство потомства, служащих пищей человеку. Ни в одном случае эффективность превращения не превышает 25%, достигаемых лишь при продукции молока или яиц.

По мере того как общество богатеет, потребление животной пищи возрастает. Это делает еще более затруднительным производство такого количества пищи, которое могло бы превзойти рост населения при постоянном увеличении числа (если не доли) людей с большими доходами.

Вместе с тем некоторые пастбищные угодья непригодны для земледелия, и в таких местах выращивание животных — наиболее эффективный способ повышения количества производимой пищи (см. рис. 7.21). Точно так же в течение некоторого времени мы будем продолжать использовать в пищу морских животных. Рыба и моллюски имеют достаточно крупные размеры, поэтому их промысел целесообразен, тогда как морские растения — это по большей части мелкие плавающие в воде организмы, настолько мелкие, что непосредственный их сбор обходится слишком дорого.

Переработка пищи. Как в обществах, верных старым традициям, так и в более современных обществах на переработку пищевых продуктов, их до-

ставку и приготовление пищи затрачивается больше энергии, чем на их производство. В Индии в сельской местности на варку 1 кг риса расходуется вдвое больше энергии, чем на его выращивание. В США на каждую калорию, поданную на стол, уходит 9 калорий; из них 0,5 калорий расходуется на ферме, а остальные – при переработке, упаковке, перевозке и приготовлении пищи. (Повышение розничных цен на пищевые продукты в США за период с 1967 по 1977 г. было обусловлено главным образом высокой стоимостью упаковки, поскольку в качестве упаковочных материалов широко используются пластмассы, а их получают из нефти, цены на которую постоянно растут.)

7.6. Зеленая революция

Производство пшеницы в Мексике с 1950 по 1970 г. возросло более чем в 8 раз; посевная площадь увеличилась вдвое, а урожай – вчетверо. За тот же период увеличилось вдвое производство пшеницы в Индии. Это резкое повышение, получившее название «зеленой революции», произошло в результате интенсивного введения в культуру новых сортов растений, обучения крестьян новым методам ведения сельского хозяйства и изменения его экономической структуры.

То, что произошло с производством пшеницы в Мексике, иллюстрирует не только достижения зеленой революции, но и ее недостатки. Сначала ученые вывели устойчивые к заболеваниям сорта пшеницы, отзывавшиеся на орошение и удобрение высокими урожаями. Затем в результате проведения программы массового обучения сведения о них были доведены до крестьян. Помимо этого, необходимо было наличие благоприятных экономических условий, чтобы пойти на риск замены уже испытанного сорта новым. В то время рыночные цены на пшеницу были высокими, а удобрения стоили дешево, что послужило для крестьян сильной побудительной причиной решиться на замену. И наконец, эффективная система перевозок, имеющаяся в Мексике, дала возможность фермерам получать необходимые им удобрения и отправлять зерно на продажу.

К концу шестидесятых годов производство продуктов питания в Мексике начало стабилизироваться. Зеленая революция охватила крупные хозяйства

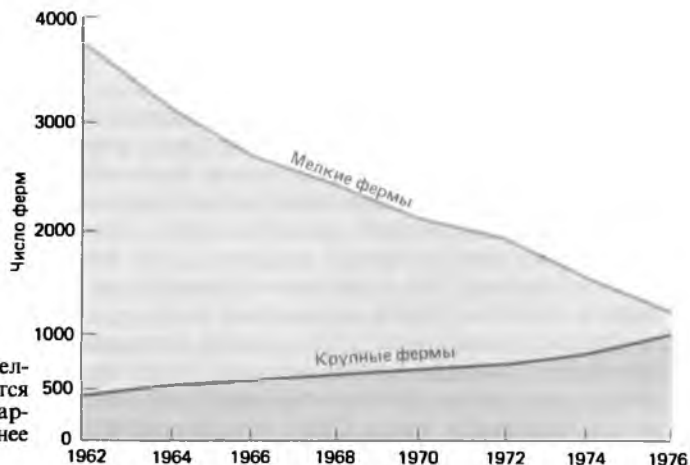


Рис. 7.14. Сокращение числа мелких ферм в США. (Ферма считается мелкой, если она производит товарную продукцию на сумму менее 20 000 долларов в год.)



Рис. 7.15. Эти белые трубы составляют часть ирригационной системы, используемой для повышения урожаев культурных растений.

и не оказала воздействия на менее богатых крестьян, обрабатывающих 80% всех возделываемых земель Мексики, но производящих только 55% сельскохозяйственной продукции. Как правило, образование, средства транспорта, оросительные сооружения и просто деньги более доступны крупным хозяйствам, чем мелким. Владельцы крупных ферм могут идти на больший риск; они могут даже взять ссуду, чтобы покрыть убытки в случае неудачи с какой-нибудь культурой, тогда как мелкие хозяева обычно не могут взять займы сумму, необходимую для того, чтобы хотя бы приобрести удобрения на ближайший год, не говоря уже о том, чтобы не разориться в случае неудачи с новой культурой. В результате всего этого зеленая революция во многих случаях ухудшала положение мелких фермеров, себестоимость продукции которых так велика, что она не выдерживает конкуренции с продукцией, получаемой с применением современных средств.

7.7. Эрозия почвы

До сих пор мы обсуждали потребности культурных растений в свете, тепле, удобрениях и воде. Однако главное, что интересует сельских хозяев,— это земля с хорошим пахотным слоем. Всем известно, что на голых скалах или тонком слое неплодородной почвы растительность бывает очень бедной. И тем не менее людей мало беспокоит то обстоятельство (о котором, возможно, они просто ничего не знают), что возделываемые земли, которые кормят население США, утратили большую часть пахотного слоя и продолжают терять его с большой скоростью.

Эрозия происходит в результате перемещения почвы под действием ветра или воды с одного места, которое часто представляет собой возделываемую землю, на другое— обычно это река или невозделываемая земля. Многие районы в восточной части США и в Калифорнии утратили буквально весь свой пахотный слой в результате эрозии и стали непригодными для сельского хо-



Рис. 7.16. Эрозия почвы: на этой ферме в Висконсине вода вымывает ежегодно по 18 тонн почвы с гектара. (U.S.D.A. Soil Conservation Service.)



Рис. 7.17. Сохранение почвы: террасированные поля на склоне холма в Непале препятствуют эрозии почвы. (U.S. Agency for International Development.)

зяйства. В центральных районах США эрозия ежегодно приводит к потере 20 тонн почвы с каждого гектара обрабатываемых земель (рис. 7.16). Великие Равнины, на которых толщина почвенного слоя некогда превышала 2 м, за 100 лет потеряли примерно треть этого слоя за счет эрозии. В 1982 г. некоторые фермеры, выращивавшие пшеницу, стали жаловаться, что их полям не хватает дождей, однако выпадавших дождей, по общему мнению, было достаточно для роста пшеницы. Причина была в эрозии: почвенный слой, оставшийся на полях этих фермеров, не мог впитать в себя и удержать столько воды, сколько требуется пшенице. Вода, которая должна была бы оставаться в почве, с тем чтобы ее могли использовать растения, стекала в каналы и реки, унося с собой питательные вещества и почву.

В настоящее время эрозия становится не только сельскохозяйственной, но и экологической проблемой. Почва, смываемая в ручьи и реки, несет с собой удобрения и пестициды, усиливая загрязнение воды (разд. 5.4). Кроме того, поскольку в почве удерживается меньше воды, а в реки ее стекает больше, возрастает опасность наводнений.

Эрозия почвы – проблема, связанная с освоением целинных земель. В Европе и Азии, где во многих случаях одни и те же участки земли возделываются уже в течение 2000 лет и более, она возникает редко. Здесь земледельцы знают, что они должны предотвращать эрозию (рис. 7.17) и вносить в почву все то, что они из нее извлекают, так как в противном случае их детям может угрожать голод. В отличие от этого во вновь осваиваемых сельскохозяйственных районах люди нередко, истощив почву в одном месте, перебираются на другое, так что стимулов к сохранению почвы у них меньше.

Почвообразование – процесс очень медленный, происходящий в результате выветривания материнской породы и накопления разлагающегося органического материала; поэтому восстановление почвы занимает много времени. Предполагается, что распад великопейной цивилизации майя в Южной Америке, произошедший тысячу лет назад, был вызван утратой пахотного слоя на возделываемых землях; на большей части этих земель до сих пор не образовалось почвы прежнего качества. Если не будут приняты меры по сохранению почвы, многим землям в настоящее время, по-видимому, угрожает та же участь.



Рис. 7.18. Ветровая эрозия: пыльная буря (А) и способ частичного ее предотвращения (Б). А. Когда ветер прекратился, эта дорога в Айдахо была покрыта слоем почвы, толщина которого в некоторых местах превышала полметра. Б. Ветрозащитная полоса из ивы предотвращает эрозию почвы на этой ферме в Мичигане. (U.S.D.A. Soil Conservation Service.)

Эрозия почвы в некоторых частях Северной Америки уменьшается благодаря простым мерам, которые принимают фермеры. Прежде всего земли не должны долгое время оставаться незасеянными: корни растений закрепляют почву, удерживая ее на месте. Террасирование и контурная вспашка препятствуют смыванию почвы со склонов, а насаждение ветрозащитных полос – ветровой эрозии (рис. 7.18). Кроме того, поскольку органические вещества удерживают в себе большое количество воды, почва с высоким содержанием органического материала менее подвержена смыванию; внесение в почву навоза, а не химических удобрений, в значительной степени сдерживает эрозию.

Распашка земли разрыхляет почву и тем самым облегчает эрозию. Эта опасность уменьшается при посеве по стерне. При этом поля не перепахивают после уборки урожая, так что отмирающие корни растений остаются в почве, закрепляя ее. Новый посев производят при помощи машин, которые проделывают в почве лунки и бросают в них семена. Сорняки при этом не запахивают в землю, а опрыскивают гербицидами.

7.8. Нехватка ископаемого топлива

Ископаемое топливо – нефть и каменный уголь – образовалось из зеленых растений, живших миллионы лет назад. Поскольку на его образование уходит так много времени, оно по существу невозобновляемо; после того как мы израсходуем всю нефть и весь уголь, имеющийся в земной коре, его просто больше не будет.

Как уже говорилось в разд. 7.5, большинство стран сегодня находится в полной зависимости от ископаемого топлива, необходимого не только для того, чтобы пользоваться благами цивилизации, но и для того, чтобы прокормить свое население. Производство пищевых продуктов зависит от ископаемого топлива, потому что оно необходимо для получения удобрений, пестицидов, переработки и перевозки продуктов. В настоящее время истощение запасов ископаемого топлива означало бы конец цивилизации в ее нынешнем виде и гибель миллиардов людей.



Рис. 7.19. Источники энергии, которыми можно заменить нефть. *Вверху слева.* Электростанция на Новой Зеландии, использующая энергию горячих источников (видимые на фотографии облака – это не дым, а пар) (Biophoto Associates). *Вверху справа.* Водяные мельницы, когда-то использовавшиеся для размола зерна; теперь многие из них превращены в генераторы электроэнергии (Paul Feeny). *Внизу слева.* Лошадей используют в качестве тягловой силы для перевозок и сельскохозяйственных работ. Здесь показаны лошади, участвующие в молотье зерна в Иране. *Внизу справа.* Сушка лепешек из коровьего навоза в Мадрасе (Индия), где их используют в качестве топлива (Biophoto Associates).

В семидесятые годы страны-экспортеры нефти временно сократили ее добычу до небольшого количества и подняли на нее цены. Возникшая в результате нехватка нефти и вызванные этим проблемы заставили остальной мир сократить потребление продуктов ее переработки и заняться поисками других источников энергии. Потребление удалось свести до уровня ниже того, который предполагался ранее для начала восьмидесятых годов, а возрастание резервов этого топлива привело даже к временному пересыщению рынка. Но в конце концов нам придется найти новые источники энергии.

Расщепление атомного ядра было в одно время провозглашено источником энергии будущего. Однако теперь уже ясно, что запасы уранового топли-

ва (еще один невозобновляющийся ресурс) гораздо более ограничены, чем считалось когда-то. Кроме того, ступив в век атома 40 лет назад, мы до сих пор не нашли достаточно надежных и приемлемых способов избавляться от радиоактивных отходов.

Свет и тепло, излучаемые Солнцем или выделяющиеся при взрыве водородной бомбы, представляют собой результат расщепления атомного ядра. Многие технические проблемы, связанные с использованием ядерной энергии, пока еще не разрешены, однако, по мнению некоторых исследователей, к концу XXI в. энергия, выделяющаяся при расщеплении атомного ядра, будет целиком в наших руках.

Ветер, солнечный свет и древесина, истарии служащие источниками энергии, возобновляемы. Однако население земного шара столь велико, что эти источники не в состоянии удовлетворять его потребности в энергии, а разработкой технологических способов для их эффективного использования мы до недавних пор пренебрегали. Между тем каждый самый маленький вклад в решение этих проблем будет полезен, и в конечном итоге нам несомненно придется пользоваться не одним основным источником энергии, как мы это делали в прошлом, а многими различными источниками (рис. 7.19).

Другие источники энергии, к которым мы, возможно, прибегнем в будущем, — это синтетическое топливо, получаемое из таких видов ископаемых, как битуминозный сланец и каменный уголь, и спирт, вырабатываемый из кукурузы, сахарного тростника и других растений. Эти источники энергии имеют два преимущества: ими можно заменить используемое в настоящее время жидкое топливо, не переделывая существующие печи или двигатели, и они меньше загрязняют среду, чем другие виды топлива, например уголь. Однако их производство стоит дорого, и большинство компаний складывает проекты получения такого топлива в широких масштабах на полку, пока цены на нефть не достигли сравнимого уровня. Кроме того, представляется маловероятным, что спирт когда-нибудь будет служить главным источником энергии, поскольку при этом пришлось бы расходовать на его получение сельскохозяйственные культуры, остро необходимые для питания людей.

7.9. Загрязнение среды

Все организмы выделяют продукты распада, образующиеся в результате метаболизма (двуокись углерода, экскременты и неперевариваемые остатки растений и животных), в окружающую среду. Продукты распада делают среду менее благоприятной для тех животных, которые их образуют, однако в сбалансированной экосистеме выделения одного организма служат пищей и питьем другому, так что продукты распада в среде не накапливаются. *Загрязнение среды* возникает в тех случаях, когда выделения не уничтожаются с такой же скоростью, с какой они образуются, и поэтому накапливаются, делая среду менее благоприятной как для человека, так и для многих других организмов.

Наблюдаемое в настоящее время загрязнение началось с наступлением промышленной революции, сопровождавшейся широким распространением ископаемого топлива и увеличением плотности населения во многих частях земного шара. Вордсворт в своем стихотворении «На Вестминстерском мосту» воспевал редкое для XIX в. утро в Лондоне, когда можно было видеть очертания города на фоне неба вместо тумана, за которым они обычно бывали скрыты. Лондонские туманы (прозванные «гороховым супом» за их желто-



Рис. 7.20. Загрязнение воздушной среды. (Peter Brussard.)

зеленый цвет), представляющие собой смесь тумана с серой и твердыми частицами, выбрасывавшимися в воздух при сжигании каменного угля, были причиной гибели многих тысяч людей. К счастью, после того как в 1952 г. был принят Закон о чистом воздухе, эти туманы исчезли. Современный «смог» порождается главным образом выхлопными газами автомашин, хотя в некоторых районах дровяные печи также вносят свой вклад в загрязнение воздуха. В таких городах, как Лос-Анджелес и Токио, смог, создаваемый автомашинами, нередко делает воздух непригодным для дыхания. По имеющимся оценкам, жизнь в Нью-Йорке наносит легким такой же вред, как выкуривание пачки сигарет в день.

Меры по экономии энергии стали причиной нового явления: загрязнения воздуха внутри помещений. Плотно заделывая в зданиях все те отверстия, через которые могла бы происходить утечка тепла, мы уменьшаем расход топлива, но при этом в помещениях задерживаются дым, копоть и другие испарения. Дым от дровяных печей, гарь и пар из кухни, токсичные вещества и радиоактивные частицы, выделяющиеся из различных материалов,— все это может оказывать влияние на здоровье людей, порождая проблемы, которых не существовало, когда сквозняки постоянно приносили снаружи свежий воздух.

Загрязнение воздуха, так же как и загрязнение воды (см. разд. 5.4), можно прекратить, если мы перестанем вносить в окружающую среду вредные вещества. Во многих районах США качество воздуха и воды уже значительно улучшилось благодаря введению новых норм, регулирующих загрязнение окружающей среды. Однако мы продолжаем изобретать, использовать и выбрасывать в среду множество веществ, не имея точных представлений о том, какое они могут оказать воздействие на живые существа, и лишь впоследствии обнаруживаем, сколь опасны некоторые из них. Поэтому проблемы борьбы с загрязнениями воды и воздуха требуют неусыпного внимания, с тем чтобы сберечь то, что уже достигнуто, и своевременно обнаруживать и устранять новые опасности.

Начиная примерно с 1950 г. загрязнение твердыми отходами стало острой проблемой. Использование ископаемого топлива—на этот раз в качестве сырья для производства пластмасс—способствовало загрязнению среды твердыми отходами нашего общества изобилию с его приверженностью к предметам

разового использования. В производстве множества предметов всевозможные синтетические вещества (нейлон, ацетат, полиэферы, винилы и т.п.), которые не могут перевариваться организмами-редуцентами, в значительной мере вытеснили резину, хлопок, шелк, кожу, дерево и бумагу, поддающиеся биохимическому разложению.

Другим источником загрязнения, связанным с производством пластмасс, являются пластификаторы—вещества, делающие пластмассы более гибкими. Среди пластификаторов есть очень токсичные соединения, как, например, некоторые полихлорбифенилы; в настоящее время в США использование их практически запрещено. Эти бифенилы использовались очень широко, и, поскольку они не поддаются биохимическому разложению, они все еще остаются повсюду—в воздухе, воде, на мусорных свалках, а в особенности во многих видах изделий, так и не вышедших из употребления. У нас нет пока ни разработанных способов избавления от твердых отходов, в том числе пластмасс, опасных химических соединений и радиоактивных отходов, образующихся при работе атомных электростанций, ни организаций, которые бы занимались этим.

7.10. Интересы отдельных лиц и общественное благополучие

Легко впасть в гнев и раздражение от близорукости городских властей, откладывающих строительство очистных сооружений, пока не наступает момент, когда спасти от загрязнения местную питьевую воду можно лишь путем гораздо более дорогостоящих мероприятий; важно, однако, понять, в чем причина такой медлительности. Это оттягивание возникает в результате противоречия между сиюминутным благополучием отдельных людей и долгосрочным благополучием всего общества. Гаррет Харден назвал это явление «трагедией общинных земель», приведя в качестве примера судьбу таких земель в средневековой Европе. Общинными землями были пастбища, принадлежавшие всей деревне; любой член данной общины мог пасти на них своих овец и коров. В интересах каждого отдельного хозяина было выгнать на общинное пастбище как можно больше скота, чтобы воспользоваться дармовым кормом. Однако если на лугу паслось слишком много скота, то животные в конце концов начисто уничтожали траву; при этом страдали все, так как уже никто не мог выращивать скот. По этой причине общинные земли в конечном итоге уступили место огороженным лугам, принадлежащим определенным лицам. Если земля находится в частном владении, ее хозяин не станет пасти



Рис. 7.21. Многие земли наиболее рационально использовать под пастбища, как этот луг в Танзании, где культурные растения очень страдают от засухи и насекомых-вредителей. Однако при перевыпасе, т.е. при содержании слишком большого числа животных на единицу площади, коровы приобретают такой жалкий вид, как на этой фотографии, и пастбище настолько истощается, что в дальнейшем может прокормить еще меньшее количество скота. В 60-х и 70-х годах пастбищные угодья Африки погибли из-за сильной засухи, поэтому животные голодали на обширных территориях. (U.S. Agency for International Development.)

слишком много коров на одном лугу, так как перевыпас в нынешнем году означает, что в следующем году этот луг сможет прокормить меньшее число коров.

Точно так же если нам как отдельным лицам или как обществу пришлось бы непосредственно расплачиваться за наши вклады в перенаселение и загрязнение среды, то мы принимали бы какие-то меры, чтобы избежать этого. Примером служат законы, обязывающие предпринимателей нести ответственность за производственные травмы. Когда фирме известно, что травмы будут стоить ей денег, либо в чистом виде, либо в виде более высокой страховой премии, она обеспечивает более высокую технику безопасности. Однако в случае экологических проблем обычно бывает невозможно возложить ответственность непосредственно на тех людей, по вине которых они возникают.

Если я решу отказаться от езды на собственной автомашине, то это не приведет к существенному изменению общего уровня загрязнения воздуха и воды. Кроме того, я окажусь в невыгодном положении по сравнению со своими соседями, так как не смогу, например, взяться за такую работу, для которой мне нужна своя машина. Ввиду противоречий между интересами отдельной личности и интересами общества большинство проблем, относящихся к окружающей среде, можно разрешать только путем эффективных действий правительств, которые (по крайней мере теоретически) могут отвлечься от сиюминутных интересов многих индивидуумов и заботиться о долговременном благе общества.

Правительство может выбрать один из трех основных путей. Во-первых, оно может вести среди населения разъяснительную работу по вопросам загрязнения среды; многие люди в состоянии понять «трагедию общинных земель» и на самом деле вовсе не хотят сделать среду непригодной для жизни будущих поколений. Во-вторых, наилучший способ, каким правительство могло бы уменьшить загрязнение среды, состоит в стимулировании (обычно это выражается в снижении налогов) тех, кто загрязняет меньше, и введении налогов на загрязнение, которыми облагались бы как отдельные лица, так и корпорации. В-третьих, если все другое не помогает, правительство может прибегнуть к изданию законов, полностью запрещающих особенно опасные виды процессов и продуктов. Последнее становится необходимым в двух случаях: 1) если какое-либо производство наносит такой вред, который невозможно окупить никакими деньгами (так, например, нельзя разрешить производство талидомида или промысел синего кита, взимая за это налоги); 2) если нет возможности привлечь виновных к ответственности, соблюдая хоть какую-то справедливость (как, например, распределить стоимость устройств, снижающих количество серы, которое выбрасывают в воздух электростанции, работающие на каменном угле, между предприятием, которому принадлежит электростанция, и потребителями, пользующимися электроэнергией?).

Для того чтобы разрешить стоящие перед нами экологические проблемы, мы должны изменить свое индивидуальное и коллективное поведение, руководимые – или принуждаемые – компетентным правительством. В демократическом обществе это может быть сделано только при поддержке и с согласия хорошо информированных граждан, которые понимают, что мы вплетены в единую очень сложную сеть со всеми другими живыми существами.

Краткое содержание главы

Человек, вероятно, произошел от обезьяноподобных предков, обитавших на деревьях. Спуск на землю, по-видимому, ускорил переход к передвижению на двух ногах и освободил руки, с помощью которых человек мог начать манипулировать со средой. Эта способность, направляемая большим разумным головным мозгом, позволила человеку изменять среду для удовлетворения своих потребностей и таким образом присваивать большее количество имеющихся на земном шаре ресурсов для обеспечения своей все возрастающей популяции. Однако ресурсы, которые человек может использовать, ограничены. Совсем недавно мы стали понимать, что человек вносит в экологию Земли такие изменения, которые вредят ему в настоящем и угрожают выживанию вида *Homo sapiens* в будущем.

Развитие сельского хозяйства позволило человеку увеличить плотность своей популяции выше того уровня, который допускает существование за счет охоты и собирательства. Сейчас население многих стран растет быстрее, чем количество производимой в этих странах пищи. Производство пищи можно резко увеличить при помощи методов «зеленой революции». Однако переход от традиционного сельского хозяйства к современному имеет ряд недостатков; это, в частности, все возрастающая зависимость от истощающихся запасов ископаемого топлива и увеличение разрыва между богатыми и бедными.

Демографический взрыв и расточительное расходование ископаемого топлива – главные факторы, ответственные за загрязнение среды, угрожающие жизни и здоровью. Поскольку нам редко приходится непосредственно расплачиваться за наше вмешательство в экологические проблемы, именно эти проблемы оказываются наиболее трудно разрешимыми.

Проверьте себя

1. Монокультура:
 - а) снижает численность популяции вредителя;
 - б) применяется на товарных фермах;
 - в) уменьшает зависимость от пестицидов;
 - г) приводит ко всем перечисленным выше результатам;
 - д) не приводит ни к одному из перечисленных выше результатов.
2. Принято считать, что сельскохозяйственная революция была причиной резкого повышения численности населения земного шара. Какой из перечисленных ниже факторов участвовал в этом повышении численности?
 - а) отказ от способов регуляции численности популяции;
 - б) тот же самый участок земли оказался в состоянии прокормить больше народу;
 - в) в связи с накоплением имущества наличие детей, которые могли бы его унаследовать, приобретает более важное значение;
 - г) все перечисленные факторы.
3. Верно ли, что мелкие фермы, обеспечивающие пищу только своих хозяев, производят больше продукции на единицу площади, чем крупные товарные фермы?
4. Основным фактором, вызвавшим «зеленую революцию», является:
 - а) интенсивное орошение пустынных районов;

- б) создание новых видов азотных удобрений;
 - в) выведение новых сортов растений;
 - г) внесение больших количеств неорганических удобрений в окраинные земли.
5. Эрозию почвы можно уменьшить при помощи:
- а) посадки защитных полос;
 - б) удобрения навозом;
 - в) постоянного поддержания растительного покрова;
 - г) всех перечисленных факторов.
6. Самым эффективным воздействием, которое может предпринять индивидум для улучшения экологических условий существования человека, служит:
- а) повторное использование стеклянной тары;
 - б) активное участие в борьбе за создание законов об охране окружающей среды;
 - в) езда на велосипеде вместо автомобиля;
 - г) переход к вегетарианскому питанию.

Вопросы для обсуждения

1. Рассмотрите проблему ограничения размеров семьи по аналогии с «трагедией общинных земель».
2. Правительства некоторых стран начали кампанию, направленную на поощрение ограничения размеров семьи; другие ввели меры, предусматривающие принудительную стерилизацию. Придется ли в конце концов всем правительствам предпринять такие шаги? Почему?
3. Если бы вы были министром земледелия какой-либо развивающейся страны, то стали бы вы пытаться провести зеленую революцию как в небольших, так и в крупных хозяйствах? Если да, то каким образом?
4. Эколог Ли Талбот (Lee Talbot) сказал: «Мы не унаследовали землю от своих родителей. Мы ее взяли в займы у своих детей». Что означают эти слова? Согласны ли вы с ними?
5. Развитие современного сельского хозяйства и медицины позволило в значительной степени ослабить действие на человека многих давлений отбора, регулирующих численность популяции и эволюцию других видов животных. Мы даже в состоянии помочь выжить и родить детей людям, имеющим наследственные и врожденные дефекты. Свободен ли теперь вид *Homo sapiens* от давления отбора? Какие факторы будут определять нашу дальнейшую эволюцию?

Глава 8

Эволюция и размножение

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Рассказать о преимуществах и недостатках полового размножения по сравнению с бесполом.
2. Обсудить преимущества, имеющиеся у организмов с чередованием полового и бесполого размножения на протяжении жизненного цикла.
3. Указать некоторые причины того, почему мужские и женские особи данного вида могут подвергаться различным давлениям отбора, и описать на примере какого-нибудь вида возникающие в результате этого различия между полами.
4. Привести доказательства в пользу гипотезы о том, что почти при всех системах скрещивания право выбора принадлежит самке.
5. Дать определения полигинии, полиандрии и полигамии.
6. Рассмотреть возможные причины моногамии у человека.

Как уже говорилось, увеличение численности популяции происходит за счет того, что некоторые из ее членов производят потомков, более или менее похожих на самих родителей. Эволюционный успех отдельной особи измеряется долей ее генов, представленных в данной популяции в последующих поколениях (см. гл. 2). С эволюционной точки зрения гены, дающие возможность организму находить себе пищу, избегать хищников, переносить плохую погоду и т. п., не принесут ему пользу, если у него нет генов, обеспечивающих ему возможность оставить потомство.

Процессу размножения посвящены гл. 19 и 20. В этой же главе будут рассмотрены разные типы размножения, существующие в живой природе, и селективные преимущества каждого из этих типов. Мы обычно представляем себе размножение как рождение младенцев у людей или же появление котят у кошек, однако для разных организмов характерны самые разнообразные способы размножения. Людям или кошкам свойственно *половое размножение*, при котором происходит слияние двух специализированных клеток, называемых *гаметами*. У большинства видов особи мужского пола образуют мелкие подвижные гаметы – *сперматозоиды*, а особи женского пола – крупные неподвижные гаметы, или *яйцеклетки*. В результате слияния сперматозоида



Рис. 8.1. Эволюционный успех оценивается по успешности размножения. Эта курица и ее выводок – «сотрудники службы по уборке территории» в зоопарке Сан-Диего.

с яйцеклеткой образуется оплодотворенное *яйцо* – одна клетка, которая развивается в новую особь. (У тайнобрачных и цветковых растений спермии образуются из пыльцевых зерен после того, как они попадут на женские репродуктивные органы.)

8.1. Необходим ли пол?

На первый взгляд кажется, что пол *необходим*. Для большинства животных и многих высших растений половое размножение служит средством сохранения своих генов в популяции. Однако при более тщательных исследованиях оказывается, что многие организмы продолжают свое существование, не прибегая к половому размножению. У многих низших растений, бактерий, грибов и протистов, которые обычно размножаются различными *бесполовыми способами*, т. е. без яйцеклеток и сперматозоидов, оно встречается относительно редко.

У многих одноклеточных организмов бесполое размножение сводится к простому делению на две более мелкие идентичные клетки. Обычной формой бесполого размножения у животных является *почкование*, состоящее в том, что от родительской особи отпочковываются идентичные ей особи более мелких размеров, которые в конечном итоге отрываются от нее (рис. 8.2); кроме того, встречается *партеногенез* – развитие новой особи из неоплодотворенного яйца (см. рис. 8.5). У многих растений образующиеся новые особи также вначале прикреплены к родительскому растению, но, достигнув достаточно больших размеров, отрываются и начинают самостоятельную жизнь. При всех этих способах бесполого размножения образуются *клоны* генетически идентичных особей (если, конечно, исключить мутации).

Каковы селективные преимущества и недостатки полового и бесполого размножения? Почему ни один из этих типов не взял верх над другим в процессе эволюции и не стал общим для всех живых существ? Мы можем ответить на эти вопросы, по крайней мере частично, рассмотрев два аспекта како-



Рис. 8.2. Почкование у гидры—кишечнополостного, обитающего в прудах и канавах и питающегося мелкими животными. Почка представляет собой точную копию родительской

особи. Достигнув достаточно больших размеров она отрывается от родительской особи и переходит к самостоятельному существованию.

го-либо типа размножения, а именно: сколько при этом расходуется энергии и как организм адаптируется к среде, в которой он обитает.

При бесполом размножении за один раз обычно образуется всего один или несколько потомков, причем эти потомки часто остаются связанными с родительской особью до тех пор, пока они не достигнут относительно больших размеров (рис. 8.3). При бесполом размножении на образование каждого потомка затрачивается относительно большое количество энергии: материал, из которого строится тело потомка, содержит энергию в виде запасенных питательных веществ, накопленных родительской особью; вдобавок требуется еще энергия для перемещения этого материала и формирование из него новой особи. Зато энергия эта используется эффективно, поскольку почти вся она идет на рост новой особи. Кроме того, поскольку потомки имеют относительно крупные размеры, вероятность того, что они доживут до репродуктивного возраста довольно велика.



Рис. 8.3. Куст земляники. Его усы образуют новые растения, генетически идентичные родительскому растению. (William Camp.)



Рис. 8.4. Ухаживание и спаривание. *Вверху.* Эти две бабочки, находящиеся в процессе ухаживания, в солнечный день проводят большую часть послеполуденного времени, летая вместе по саду и возвращаясь время от времени к этому розовому георгину за нектаром. *Внизу.* Самец бабочки вводит сперму самке; таким образом, у этих бабочек внутреннее оплодотворение (William Camp).



По сравнению с этим при половом размножении энергия используется очень неэффективно. Если сперматозоиды, пыльца или яйцеклетки выделяются в воду или в воздух, где их встреча друг с другом зависит от случая, то миллионы их либо не находят партнера, либо становятся жертвой других организмов, так что энергия на их образование затрачивается впустую. Для некоторых организмов характерно *внутреннее оплодотворение*, при котором сперма вводится непосредственно в половые пути самки, поблизости от яйцеклеток. При внутреннем оплодотворении потери гамет меньше, но организму приходится затрачивать энергию на обеспечение других условий. Например, растения образуют цветки и вырабатывают нектар, чтобы привлечь животных, которые переносят пыльцу на женские части других цветков, а животные затрачивают много времени и энергии на поиски брачных партнеров и ухаживание (рис. 8.4). Затем приходится расходовать много энергии на заботу о потомстве, поскольку при половом размножении потомки бывают вначале такими мелкими, что многие из них гибнут от хищников, от голода или просто от неблагоприятной погоды. Итак, при бесполом размножении затраты энергии меньше, чем при половом.

Ввиду такой большой энергетической эффективности, организм, размножающийся бесполом путем, например растение земляники, может в среднем произвести за один сезон больше потомков, которые *выживут*, чем другое сходное с ним растение с половым размножением (несмотря на то что послед-

нее может вначале иметь больше потомков). Почему все же столь многие организмы затрачивают так много времени и энергии и так много пропадающих попусту клеток, размножаясь половым путем? Этот, казалось бы, расточительный способ размножения, очевидно, обладает колоссальной адаптивной ценностью; в противном случае он не мог бы сохраниться и получить такое широкое распространение.

Помимо вопроса о том, для чего нужно половое размножение, возникает вопрос о причинах, по которым данный организм обладает половой системой именно такого, а не какого-либо другого типа; вариации в данном случае почти бесконечны. Здесь мы рассмотрим некоторые из возможных причин эволюции отдельных типов половых систем, а в конце главы выскажем некоторые предположения о происхождении половой системы человека.

8.2. В каких случаях половое размножение оказывается благом?

Основное биологическое различие между половым и бесполом размножением состоит в том, что при половом размножении в популяции создается более высокая генетическая изменчивость. Организм, размножающийся бесполом путем, передает все свои гены всем своим потомкам. Если данный организм и все его потомки генетически идентичны, то они образуют клон. Единственным источником генетической изменчивости в клоне служат *мутации* — случайные изменения, возникающие время от времени в генетическом материале.

У организмов с половым размножением также могут возникать мутации, но изменчивость этих организмов, часто достигающая крайне высокого уровня, обусловлена перераспределением генов, происходящим в процессе формирования яйцеклеток, сперматозоидов или пыльцевых зерен и во время оплодотворения. Каждый из нас получает половину генов от матери и половину от



Рис. 8.5. Тли принадлежат к числу насекомых, питающихся соком, который они высасывают из растений. Они производят за лето несколько партеногенетических поколений; при партеногенезе неоплодотворенные яйца развиваются в теле матери, и молодь появляется на свет в виде миниатюрных копий родительской особи. При перенаселении или других неблагоприятных обстоятельствах тли могут начать откладывать яйца, из которых развиваются крылатые самцы и самки, расселяющиеся на новые места.



Рис. 8.6. Одуванчики размножаются бесполом путем; семена образуются у них из неоплодотворенных яйцеклеток. Поэтому все потомки данного растения содержат идентичные гены, если не считать изменчивости, обусловленной мутациями. (Biophoto Associates.)

отца (при оплодотворении), причем в процессе формирования сперматозоидов и яйцеклеток эти гены перетасовываются (см. разд. 16.4 и 16.6). Именно по этой причине между родителями и детьми, а также между братьями и сестрами существуют многочисленные генетические различия.

Некоторые организмы могут размножаться как половым, так и бесполом путем. При изучении этих организмов было обнаружено, что иногда генетическая изменчивость, создаваемая половым размножением, выгодна, а иногда невыгодна. У многих протистов, водорослей и членистоногих (насекомые и родственные им группы) летом наблюдается бесполое размножение, а затем осенью, когда температура становится ниже, а дни короче, происходит переключение на половое размножение. Как показали лабораторные эксперименты, изменяя условия среды, можно заставить организмы перейти от бесполого к половому размножению. Такой переход часто удается вызвать, лишая животных пищи, тепла, света или кислорода (рис. 8.5).

В том, что изменение условий среды вызывает переход от бесполого размножения к половому, имеется определенный смысл. При такой системе организм, хорошо приспособленный к своей среде, может производить летом, пока внешние факторы остаются постоянными, многочисленные одинаково хорошо приспособленные копии самого себя. Затем осенью, когда условия изменяются, организм переходит к половому размножению, производя большое число генетически различных потомков. Ввиду различия этих потомков, вполне вероятно, что некоторые из них смогут выжить в новых изменившихся условиях.

Многие виды бактерий и других «низших» организмов распространены по всему земному шару, встречаясь в самых разнообразных местообитаниях, и некоторые из них совершенно не изменились за более чем 500 млн. лет своего существования. Эти организмы устойчивы к широкому диапазону условий. Трудно представить себе такое катастрофическое и крупномасштабное изменение во внешней среде, которое могло бы привести к их вымиранию. Большинство же высокоорганизованных растений и животных специализированы и населяют лишь те немногие местообитания, которые способны обеспечить необходимые им условия. Продолжительность существования отдельных ви-



Рис. 8.7. Разнообразие сортов георгинов демонстрирует огромную генетическую изменчивость, возможную у вида, размножающегося половым путем.

дов составляет всего несколько миллионов лет (что совсем немного в масштабах эволюционного времени).

Вид, размножающийся только бесполом путем (хорошим примером служит широко распространенный одуванчик), может процветать в течение некоторого времени, но в конечном счете он обречен на вымирание, которое для него гораздо более вероятно, чем для вида с половым размножением. Если в данной среде возникнет изменение, вызывающее гибель одуванчиков, то погибнут все одуванчики, потому что все они генетически очень сходны.

Организмам необходима генетическая изменчивость, создающаяся в результате полового размножения, для того чтобы могло происходить образование новых видов, адаптированных к новым средам. Если новые виды не образуются, вся группа может вымереть. Мы рассматриваем некогда господствовавших на земле рептилий (к ним относились, в частности, динозавры) как большую группу высших животных, которая вымерла. А между тем потомки этих рептилий – птицы – выжили и процветают в настоящее время, распространившись по всему земному шару. Если бы рептилии не обладали способностью к половому размножению, они не могли бы оставить таких разнообразных и процветающих потомков.

Таким образом, половое размножение неэффективно для организмов, живущих во многих различных областях и легко переносящих изменения условий среды. Что же касается более специализированных видов, то они живут под постоянной угрозой вымирания, рискуя не оставить потомков, если они не обладают генетическим разнообразием, которое обеспечивает половое размножение.

8.3. Эволюционная роль самца и самки

Оставшуюся часть этой главы мы посвятим некоторым аспектам полового размножения высших животных и их воздействию на структуру сообщества. Сначала мы рассмотрим различные роли самца и самки в половом размножении, а затем перейдем к некоторым эволюционным последствиям этого у разных животных.

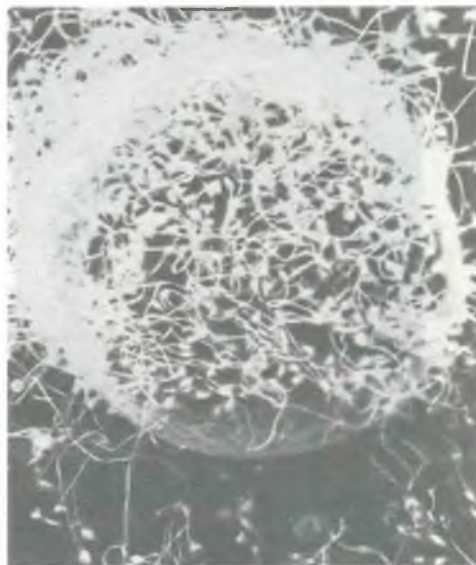


Рис. 8.8. Яйцо морского ежа выглядит огромным по сравнению с миллионами окружающих его мелких сперматозоидов. (Biophoto Associates, S. P. L.)

Самка – это в некотором смысле лимитирующий фактор в половом размножении данного вида. Объясняется это прежде всего тем, что яйца крупнее сперматозоидов и на их образование расходуется больше энергии (рис. 8.8). Эволюционный успех самца обычно лимитируется не числом сперматозоидов, которое он в состоянии продуцировать, а его способностью оплодотворить возможно большее число яиц. Эволюционный успех самки лимитируется числом яиц, которые выживают, развиваются во взрослую особь и становятся частью размножающейся популяции. Самки некоторых видов достигают этого, откладывая столько яиц, сколько допускают их энергетические ресурсы, и возлагая все дальнейшие заботы о потомках на них самих. Например, самка сельди ежегодно выметывает миллион крошечных икринок, предоставляя им самим вылупиться и прокормиться. Другая крайность в смысле заботы самки о потомках – вынашивание их в собственном теле до завершения развития, а затем снабжение их пищей и охрана в течение нескольких лет, вплоть до достижения ими зрелости, как это имеет место у многих млекопитающих. Какой из этих стратегий будет благоприятствовать отбор, зависит от экологии данного вида.

Тот факт, что вклад самки в будущих потомков обычно больше, чем вклад самца, имеет очень интересное следствие: давления отбора, действующие на самку, могут вступать в противоречие с давлениями, которым подвергается со стороны отбора самец, принадлежащий к тому же виду. Если самцу выгодно копировать с возможно большим числом самок, с тем чтобы повысить свои шансы стать отцом возможно большего числа выживающих потомков, то самке может оказаться выгодным быть гораздо более разборчивой. Она производит меньше яиц, и таким образом ее шансы на успешное размножение уменьшаются, если ее брачный партнер оказался генетически непригодным.

При таком давлении отбора неудивительно, что самки всех видов животных, которые были изучены, разборчивы в выборе брачных партнеров.



Рис. 8.9. Вклад родительских особей в потомков. Слева. Самка акулы передает своим потомкам энергию в форме питательных веществ, содержащихся в большом желточном мешке. Кроме того, она вынашивает икринку в своем теле до тех пор, пока зародыш не вырастет и не

усвоит весь желток (Biophoto Associates). Справа. Самка паука повышает вероятность выживания своих потомков, охраняя яйцевой кокон и недавно вылупившихся детенышей (William Camp).

В качестве простого примера можно привести результаты одного лабораторного эксперимента с плодовой мушкой – дрозофилой (рис. 8.10). Среди использованных в эксперименте самок только 4% не участвовали в размножении, тогда как среди самцов 24% не копулировали ни разу. Эти самцы ухаживали за самками так же активно, как и удачливые самцы, но ни одна самка ни разу не приняла их. Другими словами, самки способны распознавать различных потенциальных брачных партнеров. Самка, которая узнает генетически подходящих самцов и копулирует с ними, получает определенное селективное преимущество. Вместе с тем самцу может быть выгодно казаться генетически подходящим, когда на самом деле этого нет, потому что таким образом ему может удастся обмануть самку и спариться с ней. Это расценивается как эволюционная битва полов, в которой умение самца «показать товар лицом» сталкивается со столь же высоко развитой способностью самок не поддаваться соблазну и уметь распознавать «достойных» самцов.



Рис. 8.10. Церемония ухаживания у дрозофилы. Вибрация крыльев самца (справа) создает его генетически детерминированную «песню». Самка может принять самца или отвергнуть. (Biophoto Associates; фотография предоставлена д-ром W. L. Burnet.)



Рис. 8.11. Гнездовые территории в колонии морская чайка; остальные птицы – серебристые чайки. На переднем плане видна большая мор-

8.4. Половые различия

Репродуктивный успех самки обычно лимитируется не ее способностью находить самцов. Более вероятно, что он лимитируется ее неспособностью вырастить своих потомков. Самец, который демонстрирует свою способность участвовать в выращивании потомства, будет привлекательным для самок. Например, у птиц нередко наиболее привлекательным бывает самец, владеющий территорией, которая может дать пищу и убежище самке и ее птенцам, и способный защищать эту территорию. Способность охранять территорию дает также самцу непосредственное селективное преимущество, поскольку наличие такой территории повышает вероятность выживания и последующего размножения его потомков. После того как самка нашла подходящую территорию, ей уже нет нужды заботиться о предварительных ритуалах; она может спариться с владеющим этой территорией самцом без дальнейших ухаживаний. В подобной ситуации способность самца завладеть территорией и защищать ее от вторжений обеспечивает ему успех размножения. У других видов самцы могут конкурировать за контроль не только над территорией, но и над другими ценными ресурсами, обладание которыми делает их неотразимо привлекательными для самок.

Различные роли самцов и самок в процессе размножения приводят к внешним различиям между ними – явление, известное под названием *полового диморфизма* («ди» – два, «морфа» – форма). Например, тусклая однообразная окраска у самок встречается гораздо чаще, чем у самцов (рис. 8.12). Самки особенно уязвимы, когда они сидят на яйцах, а поэтому им выгодно быть незаметными. Их защитная окраска эффективна: у тех видов, у которых самец имеет более яркую окраску, т.е. более заметен, смертность среди самцов неизменно бывает выше, чем среди самок. При защите своей территории самец не-



Рис. 8.12. Половой диморфизм у фазанов.

редко выставляет напоказ наиболее ярко окрашенные части тела или принимает необычные вызывающие позы, что делает его более заметным не только для других самцов, у которых могли бы возникнуть намерения вторгнуться на его территорию, но также и для самок, которые могли бы обратить внимание, какой хорошей территорией он владеет.

Необычный способ использования самцами цвета для рекламирования своих владений самкам обнаружен у некоторых ткачиков и шалашников. Например, самец одного из африканских ткачиков имеет тусклую окраску, но строит красочное гнездо и прыгает на нем, как бы говоря этим: «Не смотри на меня, а посмотри, какое великолепное гнездо я для тебя построил!». Если самец не сумел привлечь самку и если гнездо начинает тускнеть, он разрушает его и строит новое.

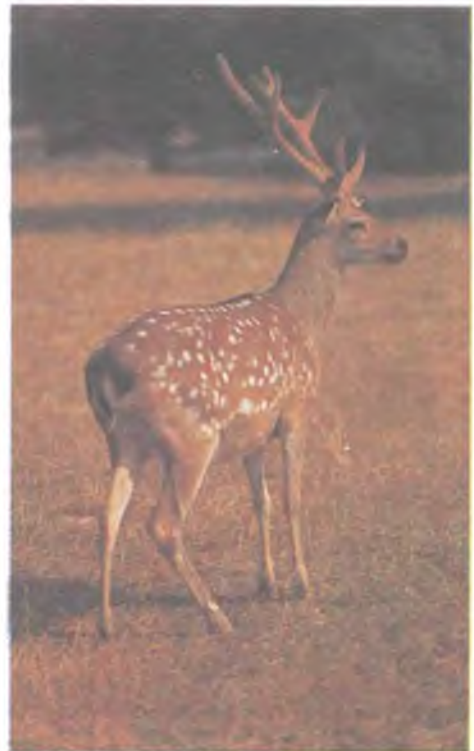
Половой диморфизм другого типа выражается в наличии у самца средств защиты или нападения. Например, большие рога многих копытных, длинные клыки кабанов или огромные размеры самцов у тюленей дают этим самцам преимущество в битвах с другими самцами за самку или за индивидуальный участок (рис. 8.13). Следовательно, отбор на обладание этими признаками происходит среди самцов, но не среди самок.

У *моногамных* видов (виды, члены которого выбирают себе только одного брачного партнера на весь сезон размножения или даже на всю жизнь) самцы редко бывают вооружены рогами или клыками. В популяциях, содержащих более или менее одинаковое число самцов и самок, самец почти наверное найдет себе самку, если он входит в состав популяции достаточно долгое время. Давление отбора в этом случае направлено главным образом на увеличение продолжительности жизни; у моногамных видов между самцами не происходит сильной конкуренции за самок и их основная задача – не попасться хищникам. Поэтому они не испытывают давления отбора, направленного на развитие больших рогов, длинных клыков и другого наступательного оружия, служащего отличительными признаками самца, которому суждена либо слабая победа, либо, что гораздо более вероятно, преждевременная гибель.

У моногамных видов, таких, как бобры или гуси, самец так же разборчив в выборе брачного партнера, как и самка. Подобно самке, он имеет возможность лишь однажды выбрать себе партнера, и ему, совершенно так же как и самке, выгодно выбрать такого партнера, от которого произойдет здоровое потомство.



Рис. 8.13. Украшения и органы защиты у самцов. Павлин, раскрывший хвост, который он использует при ухаживании. Благородный олень использует рога в драках с другими оленями и в качестве опознавательного признака для самок. (Biophoto Associates.)



8.5. Системы спаривания

Брачное поведение у всех видов обеспечивает точное распознавание особей своего вида, так что копуляция какой-либо самки с представителем другого вида мало вероятна. Для самцов полигамных видов, которые могут спариваться не с одной, а с несколькими самками, нередко характерно сильное половое влечение, но слабо развитая способность к распознаванию. Они ухаживают за любой мало-мальски подходящей самкой, так что распознавание и выбор брачного партнера ложатся на самку. Этому способствуют внешний вид самца, его физические возможности и брачное поведение. Как естественное следствие у моногамных животных, которые спариваются только с одной другой особью, половое влечение у обоих полов выражено примерно в одинаковой степени, особи разного пола часто неразличимы по внешнему виду и поведению и в ухаживании участвуют и самец, и самка (рис. 8.14).

Полигамия. Существуют два типа полигамии: *полиандрия*, при которой одна самка спаривается не с одним, а с несколькими самцами, и гораздо более обычная *полигиния*, при которой один самец спаривается со многими самками. Полигиния может возникать в тех случаях, когда самка получает большую долю какого-либо лимитирующего ресурса, если она присоединяется к уже существующей брачной паре или же к самцу и его гарему, чем если она образует пару с одиноким самцом. Таким ресурсом может быть пища, количество которой ограничено, или же более надежная защита от хищников, которую может обеспечить группа по сравнению с парой, или, наконец, помощь в выращивании потомства.

При такой полигинной структуре сообщества один или несколько самцов образуют группу с несколькими самками (рис. 8.15). С самками, когда они



Рис. 8.14. Эти розовошkie неразлучники моногамны. Самец и самка выглядят одинаково, и у самца нет никаких специализированных структур, которые он использовал бы в драках с другими самцами.



Рис. 8.15. Самец (с рогами) антилопы пала – типичного полигинного вида – со своим гаремом. (Biophoto Associates, N. H. P. A.)

фертильны, спаривается один лишь доминантный самец, и он же должен защищать свой гарем не только от хищников, но и от других самцов, которые хотят стать во главе гарема. Для того чтобы отстоять свое доминирующее положение, хозяину гарема приходится прилагать немало усилий и постоянно быть начеку. У многих видов доминантного самца несколько раз в год смещают соперники.

Доминирование в сообществе стоит того, чтобы за него бороться. Доминантные самцы имеют огромное преимущество перед другими в смысле размножения. Например, у морских слонов самцы охраняют свои гаремы, когда самки выходят из моря на скалистые берега рожать детенышей, а затем спариваться. Как показали результаты одного исследования, в 88% копуляций, происходивших в такой полигинной группе, участвовало всего 4% самцов.

Другой селективный фактор благоприятствующий образованию гаремов с одним или несколькими самцами, состоит, возможно, в том, что при этом самки не должны делиться пищей и другими ресурсами с самцами, которые не нужны им для спаривания. В таких ситуациях самки помогают вожаку гарема защищать территорию. Однако в тех случаях, когда необходима «всеобщая мобилизация» для борьбы с хищниками, самцы, не участвующие в размножении, могут оказаться полезными членами сообщества. В разных группах обезьян встречаются как тот, так и другой тип структуры сообщества.

У некоторых полигинных видов самцы защищают особые участки – брачные территории, которые используются исключительно для спаривания и не несут никаких других обычных функций территории. У многих видов особи обоего пола собираются на специальных общих территориях (токовища у птиц), где самцы вступают в драки за владение наилучшей территорией, а самки спариваются с теми самцами, которые смогли захватить себе такую территорию. Например, пища и убежища парусника Ажса, обитающего в восточных районах Северной Америки, и другого близкого к нему вида, обитающего в Калифорнии, очень сильно рассеяны, и их трудно охранять. Тем не менее самцы этих видов во время брачного сезона охраняют свои территории, расположенные на вершинах холмов, отгоняя чужих самцов. Самки, только что вышедшие из коконов, летят на общую территорию на вершине холма для спаривания. В одном исследовании, проведенном в шт. Нью-Йорк, сообщалось, что на сборище самцов самец, который сумел отвоевать самую удобную территорию на вершине холма, спаривался с 11 самками из 16, прилетевших на эту территорию. Самки этих видов способны сами добывать себе

необходимые ресурсы, но в селективном отношении им все же выгодно выбирать генетически подходящих самцов, а не спариваться с первым попавшимся самцом. Выбирая самца, способного защищать свою брачную территорию, самка обеспечивает своим сыновьям получение генов, пусть не имеющих никаких других преимуществ, но определяющих успех размножения.

Если все другие факторы равноценны, то полигиния — более благоприятная система для самцов данного вида, чем моногамия (или во всяком случае для тех самцов, которые достигают успеха в размножении). Однако полигиния возможна только при условии, что самке не требуется постоянного участия самца во всех ее заботах о потомстве. Поэтому наличие или отсутствие полигинии обычно зависит от того, выгодна она или невыгодна самке.

Полиандрия. Полиандрия, т.е. спаривание одной самки со многими самцами, встречается гораздо реже, чем полигиния, но она возникала в процессе эволюции по крайней мере пять раз в разных группах птиц. Приведем в качестве примера якану — длинноногую птицу, бегающую по листьям кувшинок, покрывающих некоторые озера в Центральной Америке. Эти птицы защищают небольшие территории, где самки откладывают яйца, оставляя их затем на попечение своих брачных партнеров, которые насиживают яйца и выращивают птенцов. За один сезон размножения самка может спариться с несколькими самцами и отложить яйца для каждого из них.

Вопрос о том, каким образом могла возникнуть полиандрия, вызывает большие разногласия. Согласно наиболее широко распространенной теории, она возникла из моногамии, при которой обе родительские особи принимали одинаковое участие в постройке гнезда, насиживании яиц и заботе о птенцах. Можно допустить, что ситуация каким-то образом изменилась и стало более выгодным, чтобы в каждый данный момент у гнезда находилась только одна из родительских особей. Не исключено, что другая родительская особь должна была посвящать все свое время тому, чтобы отвлекать на себя или отгонять от гнезда хищников или же охранять территорию от других особей своего вида; не исключено также, что стало уменьшаться количество доступной пищи, пока не оказалось, что ее не хватает, чтобы прокормить обеих родительских особей и птенцов. Какова бы ни была причина, но если уже возникла такая ситуация, что одной из родительских особей лучше было покинуть гнездо, то какая из них останется, а какая покинет, зависит от чистой случайности. Если гнездо покинет самка, то она может сделать это радикальным образом и начать спариваться с другими самцами.

Согласно другой теории, полиандрия может возникнуть в таких средах, где яйца и птенцы часто гибнут. Так, очевидно, обстоит дело в случае американского перевозчика — птицы, обитающей и размножающейся по берегам ручьев и рек Северной Америки. Эти местообитания при паводке заливаются водой, уничтожающей все яйца или птенцов, находящихся в гнездах. Поскольку потери яиц и птенцов чрезвычайно велики, виду выгоднее, чтобы самец выращивал птенцов, а самка вновь откладывала яйца. Самец находит самку, владеющую территорией, спаривается с ней и насиживает отложенные ею яйца. Самка же может направить большую часть своей энергии на продукцию новых яиц, которые будут оплодотворены и насижены этим же самцом, если первая кладка погибла, или же другим самцом, если кладка осталась цела. Помещая яйца в разные гнезда, самка страхует их от полного уничтожения. Среди самок наблюдается конкуренция за самцов, которых в общем недостаточно, поскольку в каждый данный момент многие из них заняты насиживанием яиц.



Рис. 8.16. Лебеди – моногамный вид. Самец и самка выглядят одинаково и совместно охраняют своих потомков.

Моногамия. При каких обстоятельствах возникла моногамия? Когда для выращивания птенцов необходима энергия обоих родителей, отбор будет благоприятствовать развитию у самцов моногамного поведения. Например, моногамия (более или менее выраженная) – самая обычная форма половой системы у человека (хотя при различных обстоятельствах возникает полигамия обоих типов). Из этого можно сделать вывод, что преобладание моногамии обусловлено большими заботами, связанными с выращиванием детей: мужчины, оставшиеся с семьей и помогающие женщине выращивать детей, оставляют больше потомков, чем те, которые бросают женщину одну, возлагая на нее все заботы по выращиванию детей.

Экология и система спаривания. Как видно из рассмотренных примеров, экология вида играет важную роль в определении его системы спаривания. Отчасти это объясняется тем, что такие факторы, как пища, вода, наличие гнездовых участков и убежищ, обуславливают распределение особей и их социальное поведение. В тех местах, где пищи мало и она распределяется неравномерно, особи держатся поодиночке и встречаются только на короткое время, а в сезон размножения (так ведут себя медведи, барсуки, лоси, а также упоминавшиеся выше парусники и тюлени). Пары образуются иногда только на время спаривания, а иногда сохраняются несколько дольше для выращивания молодняка; у некоторых видов на это время особи объединяются в колонии.

В отличие от этого большинство обезьян, в том числе и человекообразных, живут стадами, потому что они питаются главным образом растительной пищей, в которой обычно не бывает недостатка. Имеющие первостепенное значение (в эволюционном смысле) самки и детеныши могут хорошо питаться



Рис. 8.17. Павиан – представитель приматов, ведущих наземный образ жизни; эти животные образуют сообщества с хорошо выраженной социальной структурой.

и при этом находиться под защитой, обеспечиваемой групповым образом жизни. Как и следовало ожидать, в тех случаях, когда пищи почему-либо оказывается недостаточно, в состав группы обычно входит лишь один самец и между самцами наблюдается сильная конкуренция за то, чтобы войти в группу, поскольку это единственная возможность добиться успеха в размножении.

Интересной иллюстрацией такого взгляда служит исследование, проведенное на павианах, живущих стадами, в Африке (см. рис. 4.8). Большинство стад жило в открытой саванне, но одно стадо обитало в редколесье, где круглый год имелись пища и вода. Это стадо относилось к этому редколесью как к собственной территории, и самки наряду с самцами защищали его границы. (Это необычное явление. В стадах павианов охрану территории несут почти исключительно самцы.) Из года в год отдельные особи присоединялись к этому стаду или уходили из него, но его численность оставалась постоянной, и в нем было меньше самцов, чем в любом другом стаде из числа изучавшихся. Вероятнее всего, это объяснялось тем, что данная территория могла обеспечить пищей лишь ограниченное число особей, а потому не участвующих в размножении молодых самцов регулярно изгоняли из стада.

В отличие от этого стада стада, обитавшие на открытой равнине, переходили с одного места кормежки на другое. Они располагали неограниченным количеством пищи и воды, но подвергались большей опасности со стороны хищников. Здесь самки должны были находиться подле своих детенышей,

чтобы защищать их. Молодые самцы, способные обеспечить дополнительную защиту от хищников, не изгонялись из стада, поскольку стадо располагало достаточным количеством пищи, чтобы прокормить их.

8.6. Некоторые гипотезы, касающиеся брачных систем человека

Исследования вопроса о том, как происходит выбор супруга в современном обществе, показывают, что выбор этот не бывает случайным. Обычно люди склонны вступать в брак с человеком, равным им по образованию, расе, религии и социальному положению. Заключение браков обросло всевозможными правилами и обычаями. Самые распространенные из них – запреты и законы против кровосмешения, т.е. браков между кровными родственниками.

Тенденция к избеганию кровосмешения наблюдается у большинства животных. Например, самки голубей отвергают самцов, принадлежащих к тому же генетическому типу, что и они сами. У дрозофилы самки, которые не отвергают родственных им самцов, оставляют примерно в четыре раза меньше потомков, чем те, которые не спариваются с родственными особями. У людей запреты, относящиеся к кровосмешению, гораздо строже, чем у большинства животных. Одна из причин этого состоит, возможно, в том, что, как показали проведенные исследования, среди потомков от браков между матерью и сыном, отцом и дочерью или сестрой и братом очень часто встречаются отклонения от нормы. У человека, по-видимому, относительно велика доля вредных генов, которые выявляются при родственных браках.

Другим примером неслучайного выбора брачных партнеров у человека служит проведенное в XIX в. исследование браков, заключавшихся лицами, принадлежавшими к сословию пэров в Англии. Целью этого исследования было установить причины, по которым частота вымирания семей среди знати была гораздо выше, чем среди населения в целом. Оказалось, что значительная часть пэров брала в жены богатых наследниц. А богатая наследница, вполне естественно, должна была происходить из небольшой семьи, потому что какой бы она была наследницей, если бы богатство ее родителей надо было делить между десятью детьми? Наследницы, вступавшие в брак с пэрами, в репродуктивном отношении соответствовали своим матерям: если у матери было двое детей, то и у наследницы очень часто их было двое. (В данном случае выбор супруга, производимый пэром и наследницей, приводил к соединению относительно низкой плодовитости с высоким положением в обществе и богатством.)

Современный *Homo sapiens* склонен к моногамии, но предположительно возник от полигинного предка. Эволюция моногамии была, по всей вероятности, почти неизбежным следствием возникновения в процессе эволюции человека детеныша, на выращивание которого приходится тратить очень много энергии и времени. Человек достигает зрелости гораздо медленнее, чем любое другое животное, и, по-видимому, на протяжении большей части человеческой истории оба родителя должны были прикладывать свою долю усилий к тому, чтобы достаточно успешно доводить своего отпрыска до половой зрелости. Мужчина не меньше женщины заинтересован в том, чтобы его потомок достиг зрелости, а поэтому мужчине тоже выгоднее моногамия, за исключением тех случаев, когда он в состоянии обеспечить детей, рожденных от нескольких женщин.

Возникновению у первобытных людей моногамии, вероятно, способствовал еще один фактор, свойственный только человеку: обладание какой-то собственностью, что имело огромное значение для его успешной эволюции. Возможность оставить в наследство своим родным детям такие предметы, как одежда или пещера, давало очень существенное преимущество. Возможно, что до того, как люди стали владеть каким-то имуществом, отбор благоприятствовал полигинии для мужчин и моногамии для женщин, т. е. их эволюция в смысле системы брачных отношений протекала в противоположных направлениях. Однако с момента, когда первый человек создал свое первое орудие труда, произошла конвергенция интересов мужчины и женщины. (Это не означает, что орудия труда создавали только мужчины; просто в данном случае имели значение лишь те орудия, которые принадлежали мужчине.)

Женщина всегда совершенно уверенно может назвать своих детей, но мужчина может в этом смысле полагаться только на ее слово. Проблема мужчины состоит в том, что женщина, если она неверна мужу, ставит под сомнение его отцовство, так что он не знает, какие дети действительно его и кому он оставляет в наследство свои топоры. Короче говоря, суть состояла в том, что женщина обещала мужчине половую верность и, следовательно, гарантию, что рожденные ею дети будут его родными детьми, которым он сможет оставить в наследство свои топоры; мужчина же брал на себя обязательство постоянно помогать женщине в выращивании этих детей. Для первобытной женщины не имело значения, будет ли мужчина сожительствовать с другими женщинами, если только при этом ему не наносили увечий их ревнивые мужья или если он не начинал пренебрегать своими обязанностями мужа и отца. Отсюда и возникли разные нормы поведения для мужчины и женщины.

Эта крайне спекулятивная гипотеза происхождения моногамии у человека позволяет объяснить и другой интересный факт. В обществах, осуждающих супружескую неверность, измена жены считается гораздо более тяжким преступлением, чем измена мужа. Это, весьма вероятно, объясняется тем, что измена со стороны женщины угрожала мужчине невозможностью идентифицировать своих детей. Если мужчина не может быть уверен в том, что дети его жены — это действительно его дети, то, помогая женщине воспитывать ее детей, он, с эволюционной точки зрения, попусту теряет время.

Краткое содержание главы

Эволюционный успех данного организма оценивается по доле его генов в генофонде последующих поколений данной популяции. При бесполом размножении все потомки генетически идентичны друг другу и родительской особи, если не считать незначительную изменчивость, создаваемую мутационным процессом. При половом размножении изменчивость у потомков выражена гораздо сильнее, потому что при образовании гамет и при оплодотворении происходит перетасовка генов. Бесполое размножение требует меньших затрат энергии, чем половое, и характерно для видов, обитающих во многих частях земного шара и способных выдерживать изменяющиеся условия среды. Для более локальных и специализированных видов потери энергии, неизбежные при половом размножении, окупаются: по крайней мере некоторые из генетически различных особей вида, размножающегося половым путем, обычно могут выжить и эволюционировать в изменяющихся условиях.

Система спаривания данного вида определяется количеством энергии, которое вкладывает каждый из полов в продуцирование и выращивание потом-

ков, и такими экологическими факторами, как распределение пищи и распространение хищников. Поскольку на образование яиц уходит больше энергии, чем на образование спермы, самки более разборчивы в выборе брачного партнера, чем самцы. Половой диморфизм может возникнуть в результате того, что давления, оказываемые отбором на особей разного пола, вступают в противоречие или же если самцы и самки играют разную роль в размножении. У полигамных видов половой диморфизм выражен сильнее. У моногамных видов как самцы, так и самки должны проявлять большую разборчивость в выборе брачных партнеров; поведение особей того и другого пола у этих видов и их роли в размножении более сходны.

Моногамия у человека, вероятно, возникла в основном по двум причинам. Во-первых, чтобы вырастить ребенка до зрелого возраста необходимы затраты энергии со стороны обоих родителей. Во-вторых, для эволюционного успеха мужчины необходимо, чтобы он передал свои знания и свое имущество своим потомкам. Он может сделать это только в том случае, если его жена хранит ему половую верность. В первобытном обществе женщина в некотором смысле продавала свою половую верность мужчине за его помощь в кормлении и выращивании детей; остатки этой системы сохранились в современных обществах.

Проверьте себя

1. Преимущества полового размножения состоят в том, что при этом:
 - а) повышается частота мутаций;
 - б) повышается генетическая изменчивость популяции;
 - в) число потомков больше, чем при бесполом размножении;
 - г) понижается вероятность гибели при развитии молодых особей;
2. Некоторые организмы размножаются бесполом путем, когда условия среды для роста благоприятны (неблагоприятны), и половым путем, когда условия благоприятны (неблагоприятны).
3. В общем самцы представляют собой ресурс, имеющийся в достатке, и для достижения эволюционного успеха они должны стараться спариваться с возможно большим числом самок. Исключение из этого правила может возникать в тех случаях, когда:
 - а) самок гораздо больше, чем самцов;
 - б) число самцов и самок примерно одинаково;
 - в) необходимо участие самца в выращивании потомков;
 - г) имеется много хищников;
 - д) самец охраняет территорию от других самцов.
4. Изучение предпочтительного выбора брачного партнера самкой у дрозофилы показало, что:
 - а) в размножении участвует больше самцов, чем самок;
 - б) размножающиеся самки оставляют больше потомков в пересчете на 1 особь, чем размножающиеся самцы;
 - в) самцы, не принимающие участия в размножении, терпят поражение, потому что они не копулируют с самками;
 - г) самцы, которые не размножаются, терпят поражение, потому что самки не принимают их;

- д) самки, которые не размножаются, терпят поражение, потому что самцы не ухаживают за ними.
5. Если пища распределена таким образом, что животному приходится ежедневно проводить значительную часть времени, переходя с места на место, чтобы добыть достаточное ее количество, то какого типа систему спаривания можно ожидать?
- а) моногамию;
 - б) полиандрию;
 - в) полигамию;
 - г) полигинию.
6. У человека моногамия возникла, вероятно, потому, что:
- а) его пища сильно диспергирована;
 - б) его предкам приходилось охотиться на диких животных, чтобы прокормиться;
 - в) его предки были настолько агрессивны, что полигамия привела бы к большому кровопролитию;
 - г) его объемистый головной мозг долго развивается и требует длительной тренировки, прежде чем на него можно будет положиться.

Вопросы для обсуждения

1. У растений, опыляемых животными, потери пыльцы меньше, чем у опыляемых ветром. Однако опыление при помощи животных сопряжено с затратами энергии в других направлениях. Назовите некоторые из таких затрат. Почему они могут «окупаться»?
2. Означает ли желательность генетической изменчивости, что моногамия у человека – тенденция антиэволюционная? Почему? (Наводящее указание: сравните среднюю численность человеческой семьи с числом возможных генетически различных яиц и сперматозоидов, которые человек мог бы произвести; каждый человек с его 23 парами хромосом, несущих гены, может произвести 2^{23} разных типов репродуктивных клеток.)
3. В чем состоят селективные преимущества внутреннего оплодотворения по сравнению с наружным?
4. Перечислите все возможные, по вашему мнению, селективные преимущества ритуалов ухаживания.
5. Моржи рожают детенышей на суше, но подходящих для этого участков на побережье мало. Немногочисленны также и подходящие участки для размножения чаек. Как у тех, так и у других места размножения перенаселены. Моржи поедают моллюсков (преимущественно двустворчатых и брюхоногих), тогда как чайки едят почти все, в том числе яйца из соседних гнезд. Какие системы спаривания должны быть, по вашему мнению, у каждого из этих животных?
6. У многих видов индивидуумы гермафродитны, т.е. каждый из них обладает как мужскими, так и женскими органами размножения и продуцирует как мужские, так и женские половые клетки. В чем состоит преимущество гермафродитизма по сравнению с раздельнополостью? Почему ни у одного вида никогда не бывает больше двух разных полов?

Часть вторая

Клетки

Глава 9

Химия жизни

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить соотношения между ними:
 - а) атом, протон, нейтрон, электрон, ион;
 - б) молекула, простая связь, двойная связь, полярность;
 - в) диссоциация, кислота, основание, шкала pH;
 - г) органическое соединение, карбоксильная группа, аминогруппа;
 - д) полимер, мономер;
 - е) углевод, моносахарид, дисахарид, полисахарид;
 - ж) липид, триацилглицеролы, жирная кислота;
 - з) аминокислота, полипептид, белок;
 - и) катализатор, фермент, активный центр;
 - к) нуклеиновая кислота, нуклеотид.
2. Привести примеры ионной, ковалентной и водородной связи и объяснить, чем эти связи отличаются одна от другой.
3. Написать общие формулы воды, молекулярного кислорода, двуокиси углерода и поваренной соли.
4. Перечислить и обсудить те шесть причин, которые делают воду столь важным компонентом живых систем.
5. Отнести каждое из перечисленных ниже веществ к одному из классов, приведенных в п. 1, и указать функции каждого из них в живом организме: глюкоза, целлюлоза, крахмал, гликоген, фермент.
6. Назвать четыре главных класса органических соединений, содержащихся в живых организмах; охарактеризовать роль каждого из них.
7. Объяснить, почему катализируемые ферментами реакции зависят от температуры, от pH и от присутствия кофакторов.

В первой части этой книги живой мир рассматривался на том уровне, на котором мы наблюдаем его вокруг себя в природе. Речь шла о растениях, произрастающих там, где для них имеется достаточно света и влаги, о животных, питающихся растениями или другими животными, и о том, что все



Рис. 9.1. Для образования корней, стебля и листьев водяная лилия использует вещества (воду и другие минеральные соединения), находящиеся в окружающих ее воде и воздухе.

организмы нуждаются в пище, чтобы существовать, расти и давать потомство. Однако, для того чтобы понять, как все это происходит, нам надо изучить жизнь на ином уровне, в гораздо более мелком масштабе—в масштабе клеток.

Клетки—это единицы живого, мельчайшие структуры, выполняющие функции, которые и определяют состояние, именуемое *жизнью*. К таким функциям относятся: поглощение веществ и энергии, использование энергии для построения сложных структур из более простых веществ, рост и размножение. Некоторые организмы, например бактерии или амебы, состоят всего лишь из одной клетки, другие—из миллиардов клеток. Однако, хотя разные организмы очень сильно отличаются друг от друга и по размерам, и по образу жизни, между их клетками много общего: все клетки состоят из химических веществ одних и тех же типов и эти вещества подвергаются в клетках одинаковым превращениям.

В этой второй части книги мы изучим сложную организацию живых клеток и познакомимся с тем, как клетки улавливают и используют энергию. Это подготовит нас к тому, чтобы в заключительной главе второй части задать себе вопрос: как в результате взаимодействия простых химических веществ, принадлежащих к неживому миру, могли возникнуть и развиваться все эти сложные структуры и функции?

Начать следует, очевидно, с рассмотрения различных химических веществ, входящих в состав живых организмов.

Химию живых существ—животных, растений, бактерий и грибов—отличают две особенности: во-первых, живые существа состоят главным образом из воды (рис. 9.1) и, во-вторых, молекулы химических веществ, свойственных только живому, имеют углеродные «скелеты». В этой главе мы рассмотрим общую картину строения вещества, причем в первую очередь нас будут интересовать вода и углеродсодержащие компоненты живого.

9.1. Элементы и атомы

Изучая многие вещества—жидкие, твердые и газообразные,—химики обнаружили, что некоторые из них можно разложить на более простые. Вода, например, при соответствующих условиях разлагается на два газообразных ком-

понента – водород и кислород, а из окислов железа (которые образуют ржавчину) можно получить железо и кислород. Существуют, однако, и такие вещества – их называют *химическими элементами*, – которые разложению не поддаются. Названия многих элементов нам хорошо знакомы; всем известны, например, водород, кислород, железо, азот, золото, серебро или гелий. Элемент углерод в чистом виде известен в двух формах: в виде графита (из него сделаны стержни карандашей) и в виде алмаза. Углерод крайне важен для жизни, потому что его возможности чрезвычайно разнообразны. Он способен соединяться с другими элементами и образовывать тысячи различных веществ, необходимых живым организмам.

Химики открыли более 100 элементов, но в живых организмах встречаются лишь около 20 из них (табл. 9.1).

Далеко не все элементы, необходимые организмам, принадлежат к числу наиболее распространенных в природе. Кремния, например, в земной коре в 300 раз больше, чем углерода, но углерод совершенно необходим всем живым существам, тогда как кремний встречается лишь в очень немногих организмах.

Рис. 9.2. Модели атомов водорода и гелия, предложенные Нильсом Бором в 1913 г. (масштаб не соблюден).

Таблица 9.1. Химические элементы, обнаруженные у животных, и их приблизительное содержание (в весовых процентах)

Элемент	Символ	Содержание, %
Кислород	O	62
Углерод	C	20
Водород	H	10
Азот	N	3
Кальций	Ca	2,5
Фосфор	P	1,0
Сера	S	0,25
Калий	K	0,25
Хлор	Cl	0,2
Натрий	Na	0,10
Магний	Mg	0,07
Иод	I	0,01
Железо	Fe	0,01
		99,59

Микроэлементы (требующиеся в очень малых количествах)

Медь	Cu
Марганец	Mn
Молибден	Mo
Кобальт	Co
Бор	B
Цинк	Zn
Фтор	F
Селен	Se
Хром	Cr

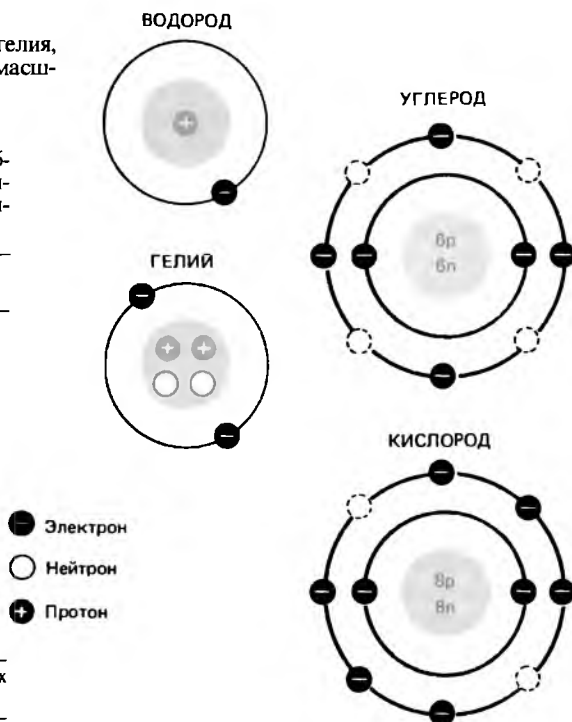


Рис. 9.3. Модели Бора для атомов углерода и кислорода (р – протон, n – нейтрон). Пунктирные кружки обозначают «пустые» области, которые могут заполняться электронами (разд. 9.2). На внешней оболочке атома углерода есть место еще для четырех электронов. Атом кислорода может присоединить еще два электрона, и тогда на его внешней оболочке их станет восемь, т.е. полный набор.

Представим себе, что мы дробим кусок графита на все более и более мелкие кусочки, пока не дойдем, наконец, до мельчайших частиц, еще сохраняющих свойства, присущие углероду. Такая частица и есть *атом* углерода. Атомы – это единицы вещества; они чрезвычайно малы (диаметр атома углерода меньше 1,5 десятиллионной доли миллиметра).

В XX в. ученые нашли способы расщеплять атомы на еще более мелкие частицы, чтобы изучить их строение. В состав атомов входят три вида частиц:

Протоны (электрический заряд = + 1)

Нейтроны (электрический заряд = 0)

Электроны (электрический заряд = – 1)

В центре атома, занимая в нем пространство не более того, которое заняла бы виноградина на футбольном поле, находится *ядро*, состоящее из протонов и нейтронов. Остальное пространство занимают электроны, каждый из которых стремительно вращается вокруг ядра по определенной орбите. Поскольку электрические заряды разных знаков притягиваются, положительно заряженные протоны ядра удерживают отрицательно заряженные электроны и благодаря этому атом не разваливается. В атоме столько же электронов, сколько и протонов, так что их электрические заряды взаимно компенсируются и атом в целом электрически нейтрален.

Наиболее простым строением обладают атомы водорода (рис. 9.2). Атом водорода состоит из одного положительно заряженного протона, вокруг которого обращается один отрицательно заряженный электрон. В ядрах водородных атомов нейтронов, как правило, нет, но атомы всех других элементов содержат нейтроны. Ядро атома гелия, например, состоит из двух протонов и двух нейтронов (рис. 9.2).

Атомы с одинаковым числом протонов принадлежат одному и тому же элементу. Атом водорода содержит один протон, атом гелия – два, атом углерода – шесть и атом кислорода – восемь протонов (рис. 9.3).

9.2. Связи между атомами

Выше мы описали электрически нейтральные атомы и привели их модели. Однако лишь немногие атомы существуют в природе поодиночке, поскольку у большинства элементов атомы химически нестабильны. На рис. 9.3 и 9.4 пространство вокруг ядра каждого атома разделено на несколько слоев, в каждом из которых находятся электроны. Такие слои называются *электронными оболочками*. Для того чтобы атом был стабильным, его внешняя оболочка должна быть «заполнена» определенным числом электронов; у водорода и гелия это число равно двум, а у других элементов, о которых мы здесь будем говорить, – восьми. (На рис. 9.2 видно, что у атома гелия действительно имеются два электрона; поэтому он стабилен и «инертен», существует в свободном виде и не вовлекается в те реакции, о которых мы будем говорить ниже.)

Атомы с незаполненными внешними электронными оболочками способны вступать в химические реакции, образуя *связи* с другими атомами. Реакции сопровождаются перегруппировкой электронов, в результате которой внешняя электронная оболочка у каждого атома оказывается заполненной и атом становится более стабильным. (Атомные ядра не изменяются, так что после завершения реакции участвовавшие в ней атомы остаются атомами того же самого элемента, который вступил в реакцию.)

В живых организмах важную роль играют три типа связей:

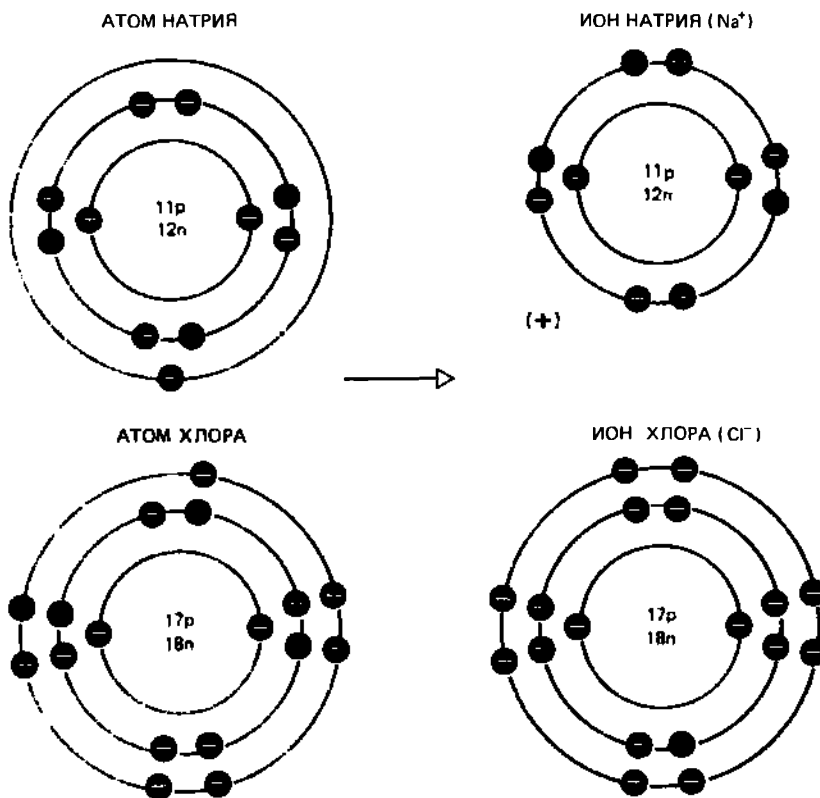
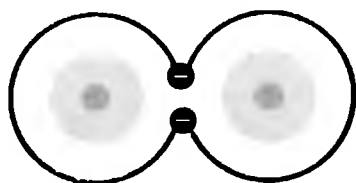


Рис. 9.4. Образование ионной связи. Натрий становится стабильным, когда он утрачивает единственный электрон своей внешней оболочки. Хлор, на внешней оболочке которого имеется семь электронов, должен присоединить к ним еще один электрон, чтобы получился стабильный набор из восьми электронов. После та-

кого переноса электрона атом натрия превращается в ион с 11 протонами и только 10 электронами, т. е. с суммарным зарядом $+1$. Хлор с 17 протонами и 18 электронами имеет суммарный заряд -1 ; его называют ионом хлора или хлорид-ионом.

1. **Ионная связь**, которая образуется, когда атом отдает другому атому один или несколько электронов, в результате чего каждый из атомов оказывается обладателем стабильного набора электронов. У атома натрия, например, на внешней оболочке имеется один электрон, но натрий более стабилен без этого внешнего электрона. Атому хлора, напротив, для большей стабильности внешней оболочки требуется еще один электрон; он может принять этот электрон от натрия (рис. 9.4). После того как электрон перейдет от атома натрия к атому хлора, число протонов у натрия будет на единицу больше, чем число электронов, так что его суммарный заряд станет равным $+1$. Теперь это будет уже не атом, а ион натрия (заряженная частица). У хлора, получившего добавочный электрон, суммарный заряд будет равен -1 ; такую частицу называют ионом хлора или хлорид-ионом. Ионы натрия и хлора, несущие противоположные заряды, притягиваются друг к другу и образуют кристаллы хлористого натрия – всем нам хорошо знакомую поваренную соль.

2. **Ковалентная связь**, которая образуется, когда у двух атомов возникает обобществленная пара электронов – по одному электрону от каждого атома.

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ ВОДОРОД (H_2)

Модель Бора



Модель электронного облака

Рис. 9.5. Два способа изображения ковалентной связи между двумя атомами водорода. Каждый атом водорода имеет один электрон и стремится, приняв второй, получить таким образом заполненную внешнюю оболочку с двумя электронами. Обобществив свои электроны, оба водородных атома заполняют свои электронные оболочки. В модели «электронно-

го облака» интенсивность окраски указывает на долю времени, которую быстро движущиеся электроны проводят в разных областях электронных оболочек атомов. Электроны, участвующие в образовании ковалентной связи, проводят большую часть времени между ядрами атомов.

Так, два водородных атома, имеющие по одному электрону, могут обобществлять их, и тогда каждый из них будет иметь заполненную внешнюю оболочку с двумя электронами (рис. 9.5). Между двумя атомами могут быть поделены и две пары электронов; в таком случае образуется двойная ковалентная связь (рис. 9.6).

При возникновении между двумя атомами одного и того же элемента ковалентной связи эти атомы с равной силой притягивают обобществленную пару электронов, так что большую часть времени электроны находятся посередине между ними (рис. 9.5 и 9.6). Если же два атома принадлежат разным элементам, то один из них обычно притягивает электроны сильнее, чем другой, и обобществленные электроны по большей части находятся возле него. В силу этого распределение электрического заряда в такой ковалентной связи смещено, и связь называется *полярной*. В полярной связи один атом, по сути дела, частично утрачивает электрон и несет частичный положительный заряд, тогда как другой частично приобретает электрон и обладает частичным отрицательным зарядом (рис. 9.7).

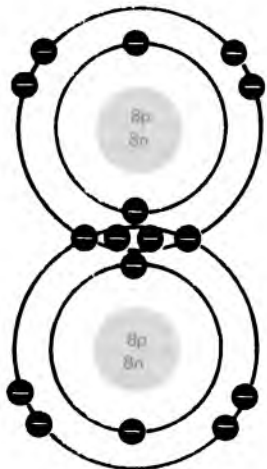


Рис. 9.6. Двойная ковалентная связь между двумя атомами кислорода. Две пары электронов поделены между этими двумя атомами, благодаря чему каждый атом имеет заполненную внешнюю оболочку с восемью электронами.

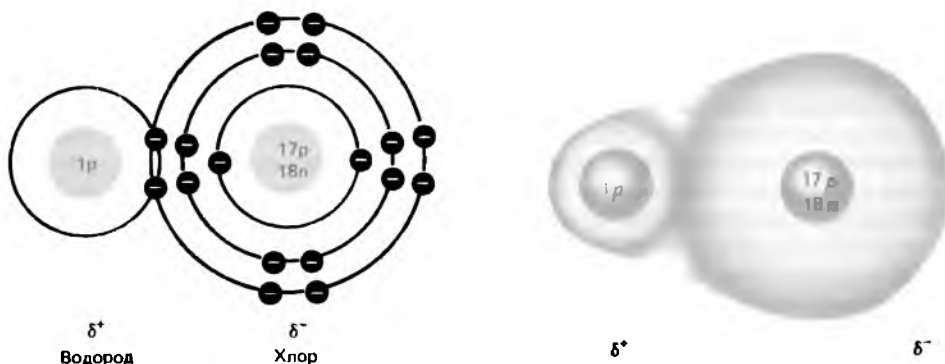


Рис. 9.7. Два разных способа изображения полярной молекулы хлористого водорода (HCl). Обобществленная пара электронов в ковалентной связи притягивается ядром атома хлора сильнее, чем ядром атома водорода. Вследствие

этого хлор несет частичный отрицательный заряд (δ^-), а водород частично утрачивает свой электрон и приобретает частичный положительный заряд (δ^+).

В зависимости от их полярности связи между атомами можно расположить в непрерывный ряд, на одном конце которого находятся *неполярные* (электрически симметричные) ковалентные связи, а на другом конце — ионная связь, резко асимметричная, поскольку всеми участвующими в ее образовании электронами завладевает один атом. Между этими двумя крайними точками находятся полярные ковалентные связи, в которых обобществленные электроны притягиваются обоими атомами, но с разной силой.

3. *Водородная связь* — это третий тип связи между атомами, играющий важную роль в живых организмах. В образовании этой связи участвует водородный атом, соединенный полярной ковалентной связью с каким-нибудь другим атомом (обычно — кислородом или азотом) таким образом, что водород несет частичный положительный заряд. Этот частичный положительный заряд притягивается третьим атомом (опять-таки, как правило, кислородом или азотом), несущим частичный отрицательный заряд; такое притяжение и называют водородной связью (рис. 9.8). В сравнении с ионной или ковалентной связью одиночная водородная связь — слабая связь, и поэтому она легко рвется, но множество таких связей способно породить силу, на которой в прямом смысле слова «держится» все живое.



Рис. 9.8. Водородной связью (выделена голубым) называют слабое притяжение между полярно связанным атомом водорода, несущим частичный положительный заряд (δ^+), и полярно связанным атомом азота или кислорода, не-

сущим частичный отрицательный заряд (δ^-). Водородные связи могут образовываться между атомами, принадлежащими разным молекулам, или же между разными частями какой-либо одной крупной молекулы (см. разд. 9.3).

9.3. Соединения и молекулы

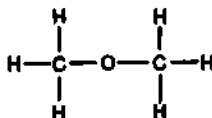
Атомы каждого элемента могут присоединять к себе, терять или обобществлять лишь некоторое определенное число электронов. Поэтому типы связей, которые способен образовать данный атом, предсказуемы и число их ограничено. Атом натрия, например, может, отдав один электрон, образовать ионную связь. Знакомясь с химией жизни, мы увидим, что атомы четырех самых распространенных в живом мире элементов образуют следующее число связей: углерод—4, азот—3, кислород—2 и водород—1.

Соединением называют вещество, в котором с помощью определенных связей атомы двух или нескольких различных элементов объединены в определенном соотношении. Соединение характеризуется определенным составом и определенным набором свойств, отличающихся от свойств элементов, из которых оно состоит. В этой главе мы уже встречались с некоторыми соединениями, когда упоминали о воде, окиси железа, хлористом натрии и хлористом водороде. *Молекула*—это мельчайшая частица какого-нибудь соединения, сохраняющая все свойства этого соединения подобно тому, как атом—это мельчайшая частица элемента, сохраняющая все его свойства. (Соединения с ионными связями, такие, как хлористый натрий, состоят, как принято считать, не из молекул, а из ионов.)

Для изображения химического состава соединений химики используют особую систему сокращений, в которой атомы различных элементов обозначаются одно- или двухбуквенными символами (см. табл. 9.1). *Общая формула (брутто-формула)* данного соединения показывает, какие атомы и в каком соотношении входят в его состав. Так, формула воды H_2O и, следовательно, каждая ее молекула состоит из двух атомов водорода (H) и одного атома кислорода (O). В поваренной соли, $NaCl$, на один ион натрия (его обозначают Na^+ , чтобы отметить его положительный заряд) приходится один ион хлора (Cl^-). Молекулярный кислород, O_2 , состоит из двух кислородных атомов.

Структурные формулы более громоздки, чем брутто-формулы, но зато они дают нам представление о расположении атомов и связей, а не только об их природе и числе. Структурная формула воды, $H-O-H$, показывает, например, что каждый из двух ее водородных атомов присоединен к кислороду по отдельности; черточки между атомами обозначают здесь ковалентные связи. Если два каких-нибудь соединения содержат одинаковое число одних и тех же атомов, то различить их можно лишь по структурным формулам (рис. 9.9).

ДИМЕТИЛОВЫЙ ЭФИР



ЭТИЛОВЫЙ СПИРТ

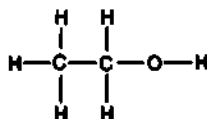
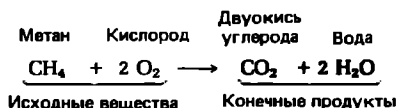


Рис. 9.9. Структурные формулы двух соединений, у которых брутто-формулы одинаковы (C_2H_6O). Этиловый спирт, называемый также этанолом, это тот спирт, который содержится в алкогольных напитках.

9.4. Химические реакции

Молекулы находятся в непрерывном движении и, двигаясь, сталкиваются друг с другом. Обычно при этом они просто отскакивают в разные стороны, так как их электронные оболочки отталкиваются, но сильное соударение может высвободить достаточно энергии для того, чтобы вызвать перегруппировку электронов в двух столкнувшихся молекулах и возникновение нового набора связей, т.е. вызвать образование новых соединений. Это явление и называют *химической реакцией*.

Реакции часто записывают в виде уравнений. Ниже приведено в качестве примера уравнение, описывающее горение болотного газа (метана):

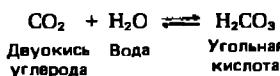


В таком уравнении исходные вещества указывают слева, а продукты реакции – справа, после стрелки. Цифра 2 перед O_2 и H_2O показывает, что на сжигание одной молекулы метана расходуются две молекулы кислорода и что на каждую образовавшуюся молекулу двуокиси углерода образуется по две молекулы воды.

На образование химических связей метана, т.е. связей между атомом углерода и атомами водорода, потребовалось некоторое количество энергии, и часть этой энергии запасена в образовавшихся связях. При разрыве связей запасенная в них энергия высвобождается и часть ее расходуется на образование новых связей в молекулах двуокиси углерода и воды. Однако суммарная энергия связей в двуокиси углерода и воде ниже, чем в исходных веществах (метане и кислороде); остальная энергия выделяется при реакции в виде тепла. Стрелка в химическом уравнении обращена в сторону более низкой суммарной энергии связей, т.е. она указывает, в каком направлении реакция стремится идти (из гл. 5 мы знаем, что в энергетическом смысле все процессы направлены «вниз»).

Рассматриваемая нами реакция горения метана сопровождается выделением энергии, но эта реакция не может начаться до тех пор, пока не будет затрачено некоторое количество энергии на то, чтобы «запустить» ее. При комнатной температуре большая часть соударений между молекулами метана и кислорода не обеспечивает выделения достаточного количества энергии; поэтому скорость реакции в таких условиях очень мала. Эту скорость можно повысить, воспользовавшись горящей спичкой как источником дополнительной тепловой энергии, повышающей скорость молекул; они теперь сталкиваются чаще и с большей силой, так что реакция идет быстро. А после того как реакция началась, она сама предоставляет достаточно тепловой энергии, так что все больше и больше молекул метана вступает во взаимодействие с молекулами кислорода, т.е. скорость реакции стремительно растет.

Иногда стрелки в химическом уравнении обращены в противоположные стороны:



Такая двойная стрелка означает, что разница в энергии между двумя сторонами уравнения не слишком велика, так что реакция обратима: в зависимости от условий она может идти как слева направо, так и справа налево.

9.5. Вода

Вода — одно из самых распространенных веществ на Земле; она покрывает большую часть земной поверхности и почти все живые существа состоят в основном из нее. Мы ежедневно пьем воду, моемся ею, используем ее для того, чтобы избавляться от всевозможных отходов, и, в сущности, никогда всерьез не думаем о ней. Если же приглядеться к воде внимательно, то мы увидим, что привычное вещество обладает некоторыми совершенно удивительными свойствами. Свойства эти настолько важны для живых организмов, что нельзя представить себе жизнь, в том виде как мы ее знаем, на какой бы то ни было планете, если только на этой планете нет достаточного запаса воды.

Уникальные свойства воды определяются структурой ее молекул. В молекуле воды один атом кислорода ковалентно связан с двумя водородными атомами (рис. 9.10). Молекула изогнута под углом: в вершине угла находится атом кислорода, а по краям — два атома водорода. Поскольку кислород притягивает электроны сильнее, чем водород, молекула воды полярна: ее кислородный атом несет частичный отрицательный заряд, а каждый из двух атомов водорода — частичный положительный заряд.

Частично отрицательный атом кислорода одной молекулы воды притягивается частично положительными атомами водорода других молекул; поэтому молекулы воды связаны друг с другом водородными связями (рис. 9.11). В жидкой воде эти слабые связи быстро образуются и столь же быстро разру-

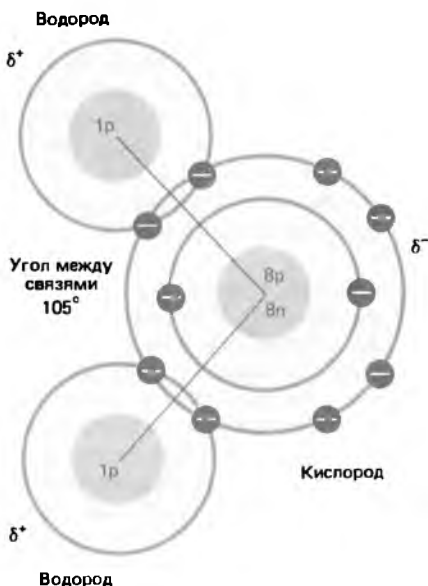


Рис. 9.10. Молекула воды. Один атом кислорода ковалентно связан с двумя атомами водорода. Молекула полярна, потому что она изогнута под углом и ядро атома кислорода оттягивает обобществленные электроны к этому углу, так что кислород приобретает частичный отрицательный заряд, а находящиеся на открытых концах угла атомы водорода — частичные положительные заряды.

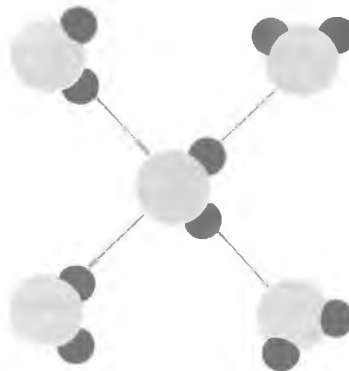


Рис. 9.11. Водородные связи (синие линии) между молекулами воды. Атомы кислорода (синие кружки) несут частичные отрицательные заряды; поэтому они образуют водородные связи с атомами водорода (черные кружки) других молекул, несущими частичные положительные заряды.

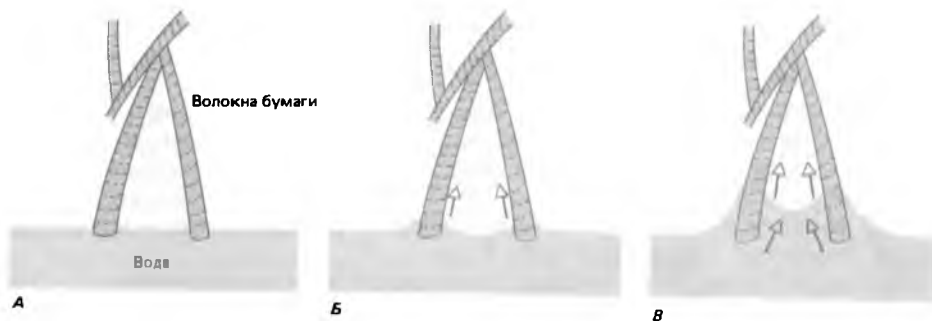


Рис. 9.12. Капиллярные свойства воды. **А.** Волокна бумажного листа приходят в соприкосновение с поверхностью воды. **Б.** Вследствие адгезии между водой и волокнами вода поднимается по волокну. **В.** Вода, поднимающаяся по волокну, тянет за собой благодаря когезии дру-

гие молекулы воды и заполняет пространство между волокнами. Если поры не слишком крупные, то когезия может удерживать воду до тех пор, пока она не заполнит всю пору. Затем вода может продвинуться далее и начать заполнять лежащие выше пустоты.

шаются при беспорядочных соударениях молекул. Благодаря особой структуре молекул воды и их способности связываться друг с другом при помощи водородных связей вода обладает рядом свойств, имеющих важное значение для жизни.

1. Вода способна слипаться сама с собой (когезия) и с другими веществами (адгезия). Воду можно налить в стакан «с верхом», и она не прольется. Клопы-водомерки бегают по воде, как посуху. Подобные «фокусы» возможны благодаря *поверхностному натяжению* воды, из-за которого ее поверхность как бы покрыта «кожицей». Поверхностное натяжение воды обусловливается когезией, т.е. тем, что ее молекулы сцеплены между собой посредством водородных связей.

Полярные молекулы воды сильно притягиваются также любой поверхностью, несущей электрический заряд. Этой адгезией объясняются *капиллярные свойства* воды — ее способность подниматься по тонкой стеклянной трубке (см. рис. 9.14, В) или по мелким порам, например в бумаге или же в по-

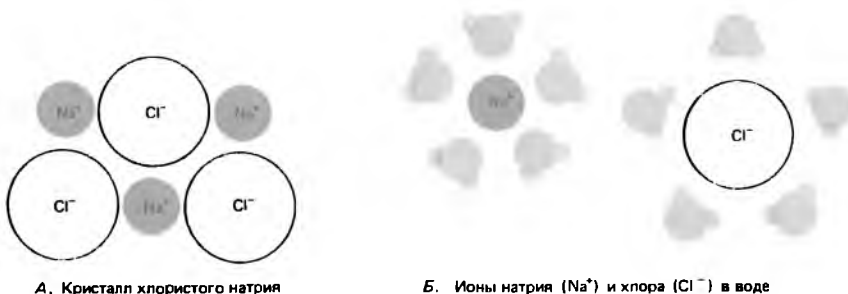


Рис. 9.13. Растворение хлористого натрия (NaCl) в воде. **А.** Ионы натрия (Na^+) и хлора (Cl^-) притягиваются друг к другу, потому что они несут противоположные электрические заряды. **Б.** Когда NaCl соприкасается с водой, положительные ионы натрия притягивают кислородные атомы молекул воды, несущие ча-

стичные отрицательные заряды. Сходным образом отрицательные ионы хлора притягивают частично положительные водородные атомы молекул воды. Слабые тянущие усилия, исходящие от молекул воды, расщепляют в разные стороны ионы Na^+ и Cl^- .

че. Молекулы воды прилипают к поверхности стекла или волокна и благодаря сцеплению с нижележащими молекулами втягивают их в стеклянную трубку или в пору (рис. 9.12).

2. *Вода является растворителем.* В воде растворяется больше веществ, чем в любой другой жидкости. Когда какое-нибудь вещество переходит в раствор, его молекулы или ионы отделяются друг от друга и смешиваются с молекулами растворителя (в данном случае – с молекулами воды). Благодаря своей полярной природе вода обладает способностью растворять ионные вещества и другие полярные соединения (рис. 9.13).

Неполярные (не несущие заряда) соединения в воде не растворяются. Такие соединения образуют с водой поверхности раздела. Всем случалось, вероятно, видеть расслоение заправки для салата: это пример образования поверхности раздела между полярной водой и неполярным маслом. Подобные поверхности раздела в живых организмах играют очень важную роль, так как именно здесь протекают многие химические реакции; следовательно, тот факт, что вода не растворяет неполярные вещества, сам по себе тоже очень важен.

3. *Вода обладает высокой теплопроводностью.* Теплопроводность – это мера способности теплоты распространяться по данному веществу. В живом организме непрерывно происходят реакции, сопровождающиеся выделением тепла. Благодаря высокой теплопроводности воды это тепло равномерно распределяется по всей воде, содержащейся в организме; тем самым устраняется риск возникновения локальных «горячих точек», которые могли бы послужить причиной повреждения каких-либо тонких структур.

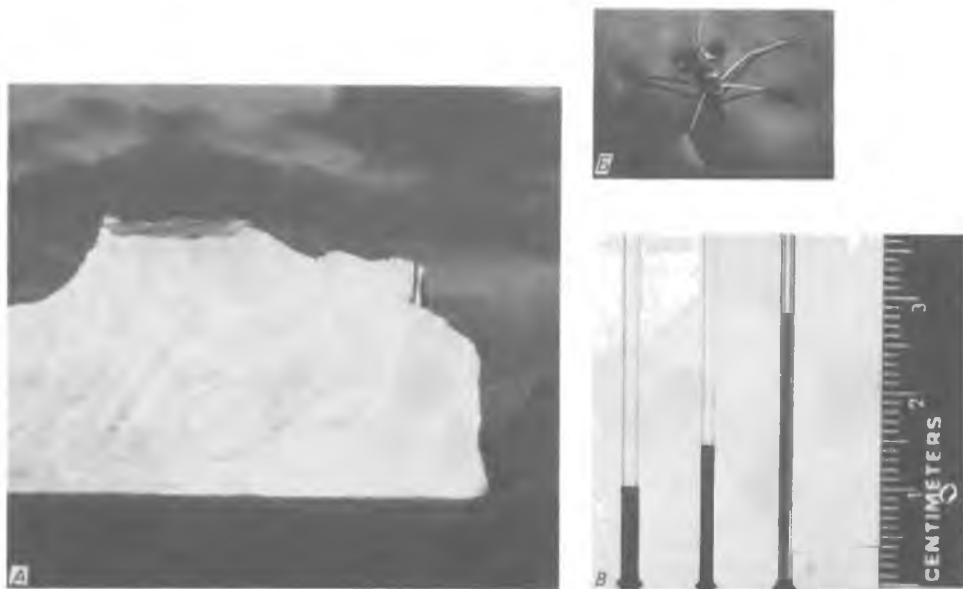


Рис. 9.14. Свойства воды. А. Айсберг у берегов Антарктиды. Лед плавает в воде потому, что его плотность ниже плотности воды; это свойство предотвращает замерзание обитателей холодных вод. Б. Поверхностное натяжение – результат когезии между молекулами воды – дает

возможность насекомому бегать по воде. В. Капиллярность: три стеклянные трубки разного диаметра были помещены в блюдечко с чернилами; выше всего чернила поднялись в самой узкой трубке. (А – U.S. Associates; В – William Camp.)

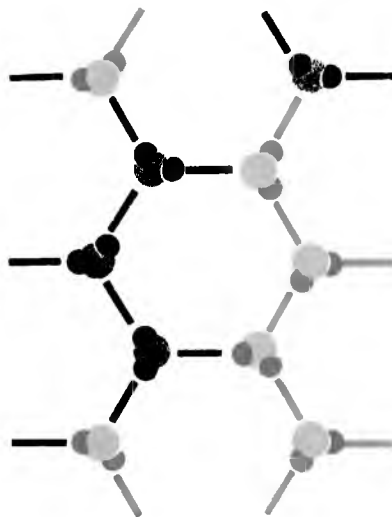


Рис. 9.15. Расположение молекул воды в кристаллах льда. В кристаллической структуре каждая молекула воды соединена водородными связями с четырьмя другими молекулами. Здесь у каждой молекулы показаны только три связи; четвертая была бы перпендикулярна плоскости рисунка (ее нижней или верхней стороны). Поскольку в кристалле молекулы отстоят друг от друга дальше, чем в жидкой воде, лед плавает в воде.

4. *Вода имеет высокую температуру кипения.* Для того чтобы заставить молекулы воды двигаться со скоростью, достаточной для разрыва водородных связей, которыми они соединены, требуется затратить много тепловой энергии. Достигнув температуры кипения, жидкая вода превращается в газ (водяной пар), в котором каждая молекула уже не связана ни с какой другой. К счастью для живых организмов, температуры на поверхности Земли редко достигают точки кипения воды.

5. *Вода, испаряясь, способствует охлаждению тела.* Поскольку на испарение воды расходуется много тепла, молекулы, достигшие «скорости убегания» и переходящие из воды в воздух, уносят с собой значительные количества тепловой энергии. Многие живые существа используют это свойство воды для охлаждения тела. Потоотделение у человека и тепловая одышка у собак могут служить примерами охлаждения путем испарения в животном мире.

6. *Вода имеет высокую температуру замерзания, а ее плотность максимальна при 4 °С.* Температура замерзания воды, пожалуй, несколько выше, чем было бы идеально для жизни, поскольку живые организмы во многих областях вынуждены существовать при температурах, при которых вода замерзает.

Большинство веществ с понижением температуры сжимается, и плотность их возрастает. Вода отличается необычным свойством: она имеет максимальную плотность при 4 °С, что несколько выше ее температуры замерзания (0 °С). При охлаждении от 4 °С до 0 °С вода расширяется. В кристалле льда расстояния между молекулами воды больше, чем в жидкой воде, а это значит, что кристалл льда больше объема той воды, из которой он образовался (рис. 9.15). Если кристаллы льда образуются в живом организме, то они могут разрушить его тонкие внутренние структуры и вызвать его гибель. У озимой пшеницы, у ряда насекомых, у лягушек и у некоторых других видов есть природные антифризы, предотвращающие образование льда в их клетках. Ткани некоторых других организмов, в частности некоторых растений, по природе своей таковы, что они не повреждаются кристаллами льда. Наконец, млекопитающих и птиц спасает от замерзания то, что температура их тела поддерживается на достаточно высоком уровне.

Низкая плотность льда выгодна водным животным: лед плавает на поверхности воды, создавая изолирующий слой, преграждающий доступ к ней холодного воздуха. Это замедляет превращение остальной воды в лед и спасает организмы, живущие подо льдом, от замерзания. Особыми термическими свойствами воды объясняется также и перемешивание воды в озерах (см. разд. 5.4).

9.6. Диссоциация

Многие вещества при растворении в воде распадаются на ионы, т.е. *диссоциируют*. *Кислотой* называют вещество, диссоциирующее в воде с образованием ионов водорода (H^+). Хлористый водород диссоциирует в воде на ионы водорода (H^+) и ионы хлора (Cl^-), образуя соляную кислоту. *Основанием* (в случае щелочных металлов – *щелочью*) называют вещество, выделяющее в воде гидроксил-ионы (OH^-) или обладающее способностью присоединять в растворе ионы водорода. Гидроксид натрия (активный ингредиент некоторых препаратов, применяемых для очистки газов от примесей) распадается в растворе на ионы Na^+ и OH^- (те, кто пользовался такими препаратами, знают, что при этом выделяется также большое количество тепла). *Солью* называют вещество, не образующее при диссоциации ни ионов водорода, ни гидроксил-ионов. Примером такого вещества может служить всем нам хорошо знакомая поваренная соль (Na^+Cl^-).

Кислотность или щелочность раствора характеризуется показателем, известным как pH. Шкала pH охватывает значения от 0 до 14. Нейтральной реакции (не кислой и не щелочной) соответствует pH 7; ниже pH 7 лежат кислые значения pH, выше – щелочные (рис. 9.16). Чистая вода нейтральна, потому что при ее диссоциации ионы H^+ и OH^- образуются в равном количестве.

Шкала pH – это логарифмическая шкала; на ней отложены логарифмы концентрации водородных ионов. Раствор с pH 5 содержит 10^{-5} моль H^+ на 1 л, раствор с pH 6 – 10^{-6} моль H^+ на 1 л и т.д. (моль – химическая единица измерения: число граммов химического вещества, равное его молекулярной массе). Таким образом, кислотность раствора с pH 5 в 10 раз больше, чем раствора с pH 6, и в 100 раз больше, чем раствора с pH 7.

9.7. Углерод

Вода с растворенными в ней различными простыми солями – необходимая среда для химических процессов, из которых складывается жизнь. Однако сама жизнь – это всевозможные превращения множества разнообразных крупных молекул, главным элементом в которых является углерод. Поскольку когда-то считалось, что такие молекулы образуются только в живых организмах, их называют *органическими соединениями*. Лишь простейшие углеродсодержащие соединения, вроде двуокиси углерода (CO_2), считаются неорганическими. К неорганическим относятся и все соединения, не содержащие углерода, хотя многие из них, например вода или хлористый натрий, присутствуют также и в живых организмах.

Свойства атомов углерода определяют их уникальную пригодность для выполнения той главной роли, которую они призваны играть в химии жизни. Один углеродный атом способен образовать четыре ковалентные связи, а большое число таких атомов может объединяться в длинные цепи, у которых иногда имеются еще и более короткие боковые углеродные цепочки.

образовать достаточное количество разного рода сложных и стабильных соединений, чтобы обеспечить многообразие молекул, обнаруживаемое у живых существ.

9.8. Образование биологических молекул

Живые организмы образуют всевозможные малые органические молекулы, называемые *мономерами*. Мономеры – это строительные блоки, или субъединицы, более крупных молекул. Они способны соединяться друг с другом, образуя *полимеры*, известные также под названием *макромолекул* («макро» – большой). Людям давно знакомы такие органические полимеры, как шерсть, шелк, каучук или хлопок; человечество использует их уже не одну тысячу лет. С начала нашего века химики стали изготавливать искусственные органические полимеры, пластмассы, соединяя друг с другом различными способами малые органические мономеры, например диметилловый эфир (см. рис. 9.9) или этилацетат. Таким образом возникло искусство или на худой конец ремесло, по сути дела имитирующее природу.

Организм строит свои макромолекулы, соединяя друг с другом мономеры. Процесс этот обратим: полимеры могут быть разрушены до мономеров, из которых они состоят. Именно это, в частности, и происходит в желудочно-кишечном тракте животных: макромолекулы пищи разрушаются здесь до малых молекул, которые затем всасываются в кровь и используются организмом для образования новых макромолекул, принадлежащих уже самому организму. Такое же разрушение, только в гораздо меньшем масштабе, происходит во всех живых клетках: в них также старые молекулы подвергаются расщеплению, а из обломков строятся новые, т.е. идет процесс реутилизации.

Все живые организмы содержат четыре главных класса органических соединений: углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты. Соединения каждого класса построены из своих особых мономеров, объединяющихся в полимеры. Остальные разделы этой главы мы посвятим краткому обсуждению каждого класса в отдельности.

9.9. Углеводы

В углеводах роль мономеров играют простые сахара, называемые *моносахаридами*; примерами моносахаридов могут служить *глюкоза* и *фруктоза*. В состав простых сахаров входят атомы углерода, водорода и кислорода в соотношении 1 : 2 : 1. В молекуле моносахарида может присутствовать от трех до девяти атомов углерода, но наиболее широко распространены моносахариды, содержащие пять или шесть атомов углерода. Моносахарид с пятью или более атомами углерода, растворяясь в воде, может приобретать кольцевую структуру (рис. 9.18).

Одна из важных функций моносахаридов заключается в обеспечении организма энергией. В живых клетках простые сахара расщепляются до двуокиси углерода и воды, что сопровождается высвобождением энергии, запасенной в молекулах сахара; эту энергию клетки используют для своих разнообразных нужд (гл. 12). Сахар – источник быстро мобилизуемой энергии, потому что в процессе переваривания они легко переводятся в форму, пригодную для удовлетворения энергетических потребностей клетки. Некоторые пятиуглеродные сахара играют также важную роль в качестве одного из компонентов нуклеиновых кислот (разд. 9.12).

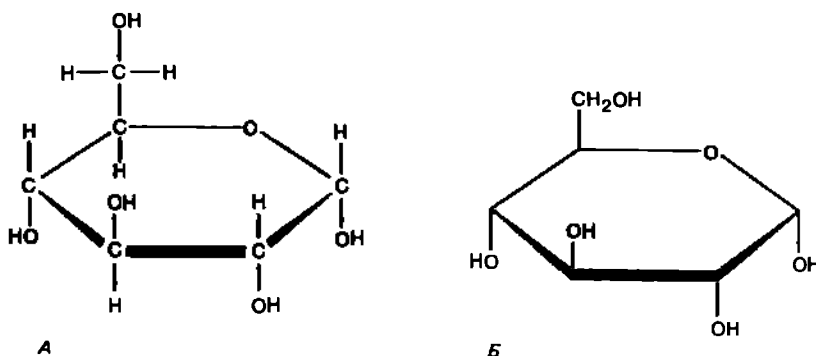


Рис. 9.18. Два способа изображения молекулы глюкозы — широко распространенного моносахарида. *А.* Когда глюкоза растворена в воде, а именно в таком состоянии она находится в организме, ее молекулы чаще всего имеют форму кольца. *Б.* Упрощенный способ изображения той же молекулы. Подразумевается, что в каждом углу находится атом углерода, если толь-

ко там не указан никакой другой атом (в данном случае углерод имеется в каждом углу, за исключением правого верхнего, занятого кислородом). Подразумевается также, что к любому атому, для которого показано меньшее число связей, чем способен образовать данный элемент (четыре — для углерода), присоединен водород.

Простые сахара могут соединяться друг с другом, образуя более крупные молекулы, о чем мы уже упоминали в разд. 9.8. Два моносахарида, соединяясь, образуют **дисахарид** (рис. 9.19). Широко известны такие дисахариды, как сахароза (тростниковый сахар), мальтоза (солодовый сахар) и лактоза (молочный сахар).

Из многих моносахаридных звеньев образуются полимеры, называемые **полисахаридами**. Обычный полисахарид животного организма — **гликоген** — представляет собой полимер глюкозы, которая в таком виде запасается главным образом в печени и мышцах. Затем, когда глюкоза требуется организму в качестве источника энергии, она высвобождается путем расщепления молекул гликогена. В растениях глюкоза хранится в виде **крахмала** (примером может служить картофель). Кроме него, растения синтезируют и другой полисахарид — **целлюлозу**, состоящую, как и крахмал, из мономерных глюкозных звеньев, но с иным расположением связей (рис. 9.20). Целлюлоза образует волокна, которые сообщают телу растения жесткость и поддерживают его (вспомните, например, сельдерей; он весьма богат целлюлозой). Желудочно-кишечный тракт человека не приспособлен к перевариванию целлюлозы, т. е. к разрыву связей между глюкозными единицами в целлюлозных волокнах.

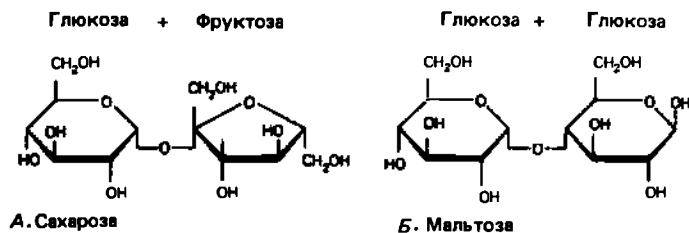


Рис. 9.19. Два широко распространенных дисахарида. *А.* Сахароза, или тростниковый сахар, образуется в результате соединения глюкозы

с фруктозой. *Б.* Мальтоза образуется из двух одинаковых мономерных звеньев — остатков глюкозы.

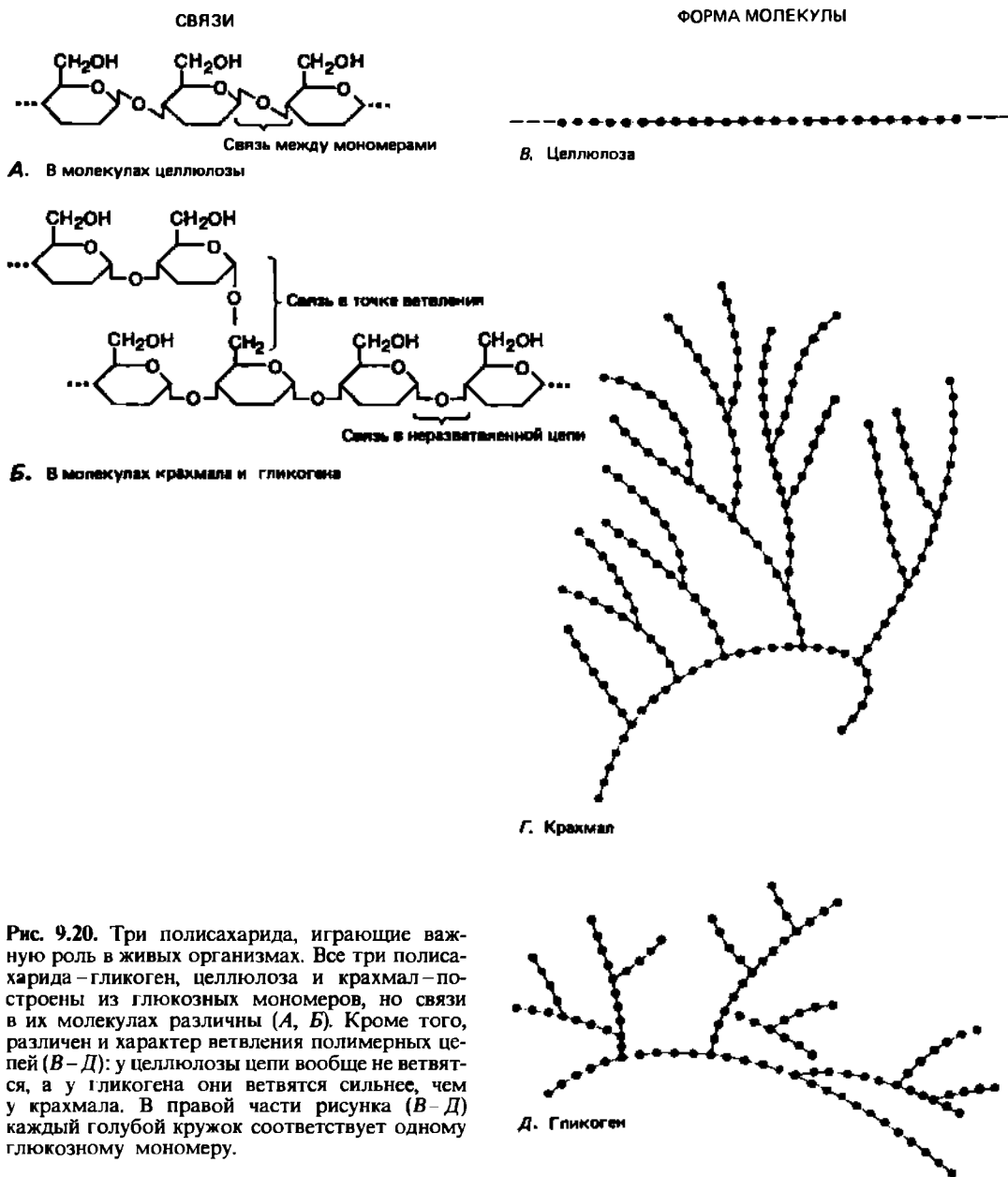


Рис. 9.20. Три полисахарида, играющие важную роль в живых организмах. Все три полисахарида — гликоген, целлюлоза и крахмал — построены из глюкозных мономеров, но связи в их молекулах различны (А, Б). Кроме того, различен и характер ветвления полимерных цепей (В–Д): у целлюлозы цепи вообще не ветвятся, а у гликогена они ветвятся сильнее, чем у крахмала. В правой части рисунка (В–Д) каждый голубой кружок соответствует одному глюкозному мономеру.

Эти волокна играют важную роль в нашем рационе по другой причине, а именно потому, что они придают пище объемность и достаточно грубую консистенцию, стимулирующие перистальтику кишечника.

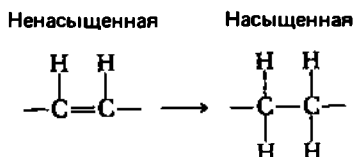
9.10. Липиды

В отличие от углеводов с их довольно определенным химическим составом и такой же молекулярной структурой липиды разнообразны и по структуре и по соотношению входящих в них элементов. Всем липидам присуще, однако, одно общее свойство: все они неполярны. Поэтому они растворяются в таких неполярных жидкостях, как хлороформ и эфир, но практически нерастворимы в воде.

Именно нерастворимость в воде делает липиды важнейшими компонентами мембран, разделяющих в живых организмах отсеки, или компартменты, заполненные водным содержимым. Кроме того, липиды—это главная форма хранения энергии в животном организме, поскольку липиды, в отличие от углеводов, могут храниться в концентрированном виде (без воды). Любое избыточное количество сахара, съеденное животным и не израсходованное сразу же на энергетические нужды, быстро превращается в жир.

Малые липидные молекулы могут объединяться в несколько более крупные, но даже и самые крупные из них значительно уступают по величине полимерам, принадлежащим к трем другим классам органических соединений.

Жирные кислоты, входящие в состав липидов,—это небольшие молекулы с длинной цепью, состоящей из атомов углерода и водорода, и с *карбоксильной группой* ($-\text{COOH}$) на одном из концов (рис. 9.21). В *насыщенной* жирной кислоте нет двойных связей между углеродными атомами, а в *ненасыщенной* имеется одна или несколько двойных связей углерод—углерод. Такую кислоту называют ненасыщенной, поскольку по двойной связи может присоединиться дополнительная пара атомов водорода:

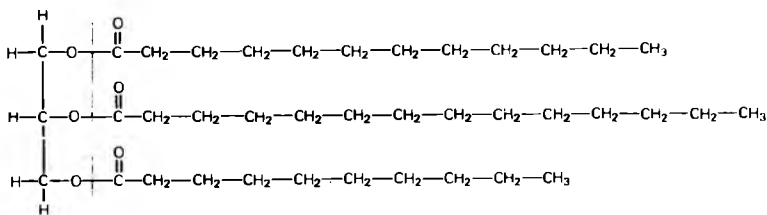


Карбоксильный конец молекулы любой жирной кислоты полярен и потому растворим в воде. Однако, поскольку атомы углерода и водорода притягивают электроны с приблизительно равной силой, связи в углеводородной цепи неполярны, и эта цепь тяготеет к неполярным органическим веществам. Вследствие этого молекулы, в состав которых входят жирные кислоты (см. ниже), располагаются на поверхностях раздела между неполярной и водной фазами и являются важными компонентами мембран, разделяющих живые системы на компартменты (рис. 9.22).

Триацилглицеролы—это молекулы, образовавшиеся в результате присоединения трех остатков жирных кислот к одной молекуле трехатомного спирта глицерола (рис. 9.23, А). Среди соединений этой группы различают жиры и масла: к первым относятся те триацилглицеролы, которые при комнатной температуре остаются твердыми, а ко вторым—те, которые в этих условиях сохраняют жидкую консистенцию. В маслах, как правило, присутствует больше ненасыщенных жирных кислот, чем в жирах. В организме животных, обитающих в холодном климате, например у рыб арктических морей, обычно содержится больше ненасыщенных триацилглицеролов, чем у обитателей более южных широт. Благодаря этому тело их остается гибким и при низких температурах среды.

Глицерол

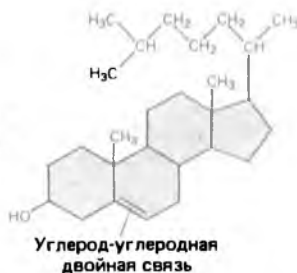
Три жирные кислоты



А. Триацилглицерол



Б. Фосфолипид



В. Стероид

Рис. 9.23. Представители липидов разных типов. А. Один из триацилглицеролов. Остаток глицерола окружен синей рамкой. К нему присоединены остатки трех жирных кислот. Б. Фосфатидная кислота, относящаяся к группе фосфолипидов. Фосфолипиды по своей структуре сходны с триацилглицеролами, но в их молеку-

ле один или два остатка жирных кислот замещены остатком фосфорной кислоты (голубая плашка). В. Стероид холестерол с системой из четырех колец. У всех стероидов, включая и половые гормоны, имеется эта основная структура; различаются же они природой присоединенных к ней боковых групп.

Фосфолипиды сходны с триацилглицеролами, но в их молекуле один или два остатка жирных кислот замещены группами, содержащими фосфор, а иногда также азот (рис. 9.23,Б). Фосфолипиды являются важными компонентами многих мембран.

Стероиды—это липиды с совершенно иной структурой, в основе которой лежит система из четырех колец. У различных стероидов к этому основному скелету, состоящему из четырех колец, присоединены различные боковые группы (рис. 9.23,В). К стероидам относится ряд гормонов, в частности кортизон и различные половые гормоны. Стероид холестерол—важный компонент клеточных мембран у животных, однако избыток холестерола в организме может привести к образованию желчных камней и к заболеваниям сердечно-сосудистой системы.

9.11. Белки

Белки представлены в живых клетках гораздо полнее, чем любые другие органические соединения, что хорошо согласуется с разнообразием выполняемых ими функций (табл. 9.2). Всем нам знакомы такие белки, как фер-

Таблица 9.2. Некоторые функции, выполняемые белками

Белок	Функция
Ферменты	
Амилаза	Превращает крахмал в глюкозу
ДНК-полимераза I	Осуществляет репарацию молекул ДНК
Структурные белки	
Кератин	Главный компонент волос, ногтей, рогов и копыт
Коллаген	Главный компонент сухожилий, связок и хряща
Гормоны	
Инсулин	Регулирует потребление глюкозы
Вазопрессин	Стимулирует обратное всасывание воды в почках
Сократительные белки	
Актин, миозин	Мышечное сокращение
Запасные белки	
Казеин	Белок молока
Ферритин	Депонирование железа в селезенке и в яичном желтке
Транспортные белки	
Гемоглобин	Переносит кислород
Сывороточный альбумин	Переносит жирные кислоты
Токсины	
Нейротоксин	Действующее начало змеиного яда; блокирует передачу нервного импульса

менты, ускоряющие химические реакции, а также *структурные белки*, из которых состоят, например, волосы, ногти или шелк.

В состав белка входят углерод, кислород, водород и азот; некоторые белки содержат еще и серу. Роль мономеров в белках играют *аминокислоты*. У каждой аминокислоты имеется карбоксильная группа ($-\text{COOH}$) и аминогруппа ($-\text{NH}_2$), присоединенные к одному и тому же атому углерода. К этому же атому углерода присоединена и одна из многих возможных боковых групп (рис. 9.24). В белках встречаются 20 обычных видов аминокислот, отличающихся друг от друга своими боковыми группами. Разные белки образуются в результате соединения аминокислот в разной последовательности. Огромное разнообразие живых существ в значительной степени определяется различиями в составе имеющихся у них белков.

Длинную цепь из аминокислот называют *полипептидом*. По большей части полипептиды содержат от 100 до 300 аминокислот. Молекулы некоторых белков состоят из одной полипептидной цепи; в других белках их две или более, причем они специфическим образом упакованы. Молекулы гемоглобина (пигмента, придающего крови красный цвет) состоят, например, из четырех полипептидных цепей каждая (рис. 9.25).

Для того чтобы полипептид функционировал нормально, его цепь должна быть надлежащим образом скручена и свернута, иными словами, он должен иметь совершенно определенную трехмерную конфигурацию (рис. 9.25). Это свертывание обеспечивается различного рода взаимодействиями между аминокислотами, входящими в состав данного полипептида:

1. Ионными связями между положительно и отрицательно заряженными боковыми группами аминокислот (рис. 9.24).

2. Водородными связями между атомами, несущими частичные положительные и частичные отрицательные заряды.

3. Ковалентными связями между атомами серы двух молекул аминокислоты цистеина (рис. 9.26).

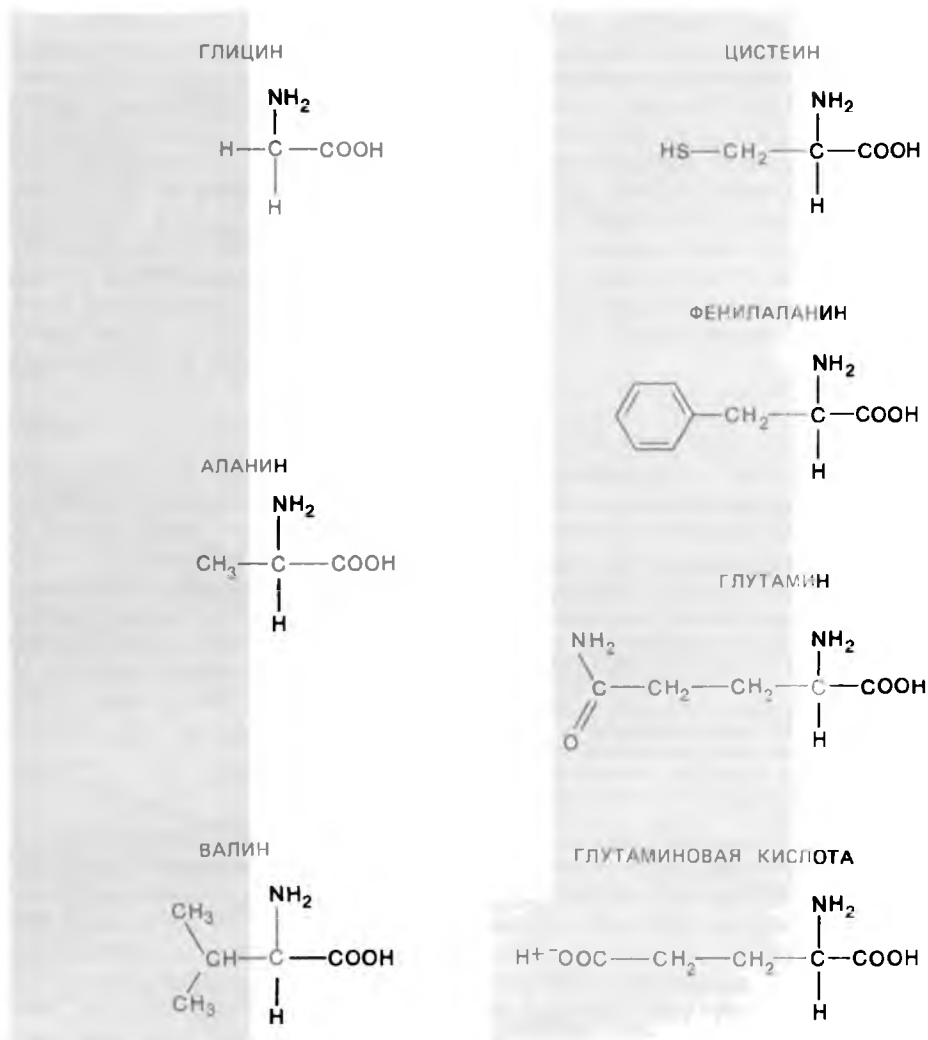


Рис. 9.24. Структурные формулы некоторых аминокислот. На белом фоне показана часть молекулы, общая для всех аминокислот. На голубых плашках изображены боковые группы, различающиеся у разных аминокислот. Обра-

тите внимание на то, что некоторые боковые группы содержат серу, азот, кольцевые структуры или группировки, несущие электрический заряд. Всего в построении белков участвует 20 аминокислот.

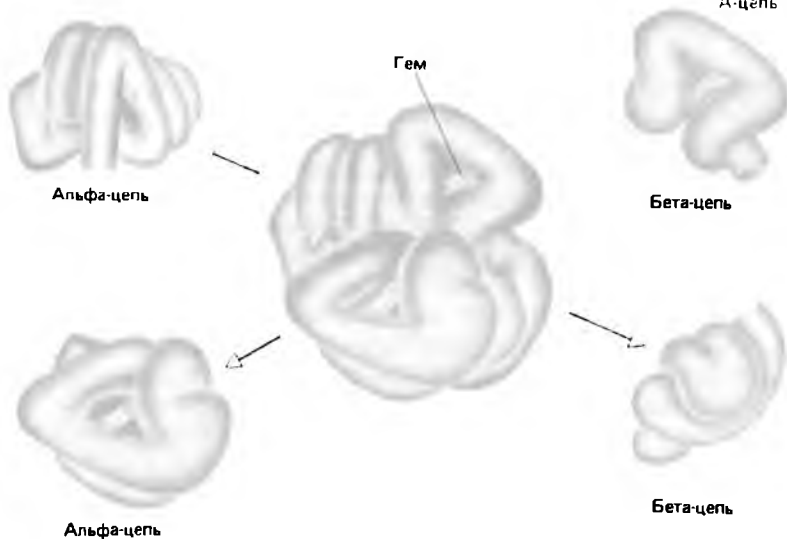
4. Гидрофобными («водоненавистными») взаимодействиями, обусловленными стремлением неполярных боковых цепей аминокислот объединяться друг с другом, а не смешиваться с окружающей их водной средой.

Все эти взаимодействия неслучайны; они весьма специфичны и задаются последовательностью расположения аминокислот в полипептидной цепи. После того как аминокислоты соединятся в надлежащей последовательности, цепь автоматически закручивается, образует петли и сворачивается в прису-

Рис. 9.26. Аминокислотная последовательность небольшого белка инсулина. Молекула этого белка состоит из двух полипептидных цепей, А и В, соединенных «дисульфидными мостиками», т.е. связями между атомами серы, входящими в состав остатков аминокислоты цистеина (см. рис. 9.24).



Рис. 9.25. Белок гемоглобина. Его молекула состоит из четырех сложным образом свернутых полипептидных цепей – двух альфа-цепей (изображены в двух разных ракурсах) и двух бета-цепей (тоже изображены в разных ракурсах). Здесь показаны только «скелеты» цепей. В действительности картина должна иметь иной вид, поскольку скелеты цепей маскируются многочисленными боковыми группами аминокислот. Группы гема – это структуры небелковой природы, присоединенные к полипептидным цепям. Они содержат атомы железа, связывающиеся с молекулами кислорода, который переносится гемоглобином. (По McGilvery, Biochemistry: A Functional Approach. W.B. Saunders, 1970.)



щую ей правильную структуру. Иными словами, если бы можно было взять полипептидную цепь за концы, растянуть ее и затем отпустить, то сколько бы раз мы это не повторяли, она всякий раз свертывалась бы в одну и ту же структуру, характерную для каждого вида полипептидной цепи. Аналогичным образом обстоит дело и с различными полипептидными молекулами, которые должны объединиться, для того чтобы возник сложный белок; они строятся так, что сама их структура и силы притяжения между ними автоматически подгоняют их друг к другу. В то же время из сказанного, очевидно, следует, что, изменив всего лишь одну аминокислоту в каком-либо полипептиде, мы могли бы получить молекулу с совершенно иной структурой, а значит, и с иными свойствами. Именно от такого единственного изменения и зависит различие между нормальным гемоглобином и гемоглобином больных серповидноклеточной анемией (разд. 17.1).

Ферменты

Большая часть химических реакций, протекающих в организме, регулируется ферментами, т. е. белковыми молекулами, выполняющими функцию катализаторов. *Катализатором* называют вещество, ускоряющее химическую реакцию, которая без него протекает медленно. Сам катализатор во время этой реакции стойких изменений не претерпевает.

Рассмотрим в качестве примера реакцию, знакомую почти всем владельцам кошек. Речь идет о разложении мочевины, содержащейся в кошачьей моче, на двуокись углерода и аммиак (именно аммиаком и пахнет кошачий ящик с песком, если песок в нем долго не меняли):



Эта реакция катализируется ферментом уреазой. Уреазу образуют бактерии, которые попадают в песок из воздуха и начинают здесь расти и размножаться. При комнатной температуре одна молекула уреазы способна за одну секунду расщепить до 30 000 молекул мочевины. Не будь катализатора, на это потребовалось бы около 3 млн. лет. Следовательно, в присутствии уреазы скорость этой реакции превосходит «нормальную» ее скорость во много триллионов раз. Есть ферменты, работающие быстрее, чем уреазы, и есть такие, которые работают медленнее.

Ферменты высокоспецифичны в том смысле, что каждый из них катализирует только те реакции, в которых участвуют молекулы только какого-нибудь одного или нескольких видов. Причина этого в том, что ферменты связываются со своими *субстратами*, т. е. с теми веществами, на которые они действуют. У фермента имеется *активный центр*. Форма и химическое строение этого активного центра таковы, что с ним могут связываться только определенные субстраты. Катализируя реакцию, фермент тесно сближает молекулы своих субстратов, так что те части молекул, которым предстоит прореагировать, оказываются друг подле друга (рис. 9.27). Субстрат, присоединившись к ферменту, несколько изменяется. Фермент может, например, притягивать электроны, вследствие чего в некоторых связях молекулы субстрата будет возникать напряжение. Это в свою очередь может повышать реакционную способность молекулы. Предполагается, что именно таким путем фермент и ускоряет реакцию.



Рис. 9.27. Схема, поясняющая, как может происходить реакция между двумя субстратами, катализируемая ферментом. Обратите внимание, что и фермент, и субстраты несколько изменяют свою конфигурацию, когда субстраты

присоединяются к активному центру фермента. Под влиянием фермента, видимо, несколько ослабевают связи в молекулах субстратов, благодаря чему некоторые их атомы легче высвобождаются и образуют новые связи друг с другом.

Активность фермента зависит от различных факторов. Так, например, поскольку в молекулу белка входят аминокислоты с заряженными боковыми группами и от их зарядов зависит характер свертывания белка, нормальная активность возможна лишь в том случае, если pH раствора поддерживается на определенном уровне. В кислом растворе отрицательно заряженные боковые группы некоторых аминокислот, входящих в молекулу фермента, могут присоединять ионы H^+ и утрачивать свой заряд. Между тем правильно свертываться и нормально работать эта молекула будет лишь при наличии на ее поверхности соответствующих заряженных групп. Большинство ферментов проявляет максимальную активность при значениях pH, близких к 7,0 (т.е. к нейтральному pH). Есть, однако, исключения из этого правила. Пищеварительные ферменты работают, например, при очень кислом pH (до pH 1), создаваемом секрецией соляной кислоты в желудке человека. Молекулы этих ферментов несут электрические заряды, необходимые для их нормальной работы, только тогда, когда они бывают окружены ионами H^+ связывающимися с определенными группами на их поверхности.

Температура тоже влияет на скорость ферментативных реакций. При более высокой температуре молекулы движутся быстрее, сталкиваются сильнее и чаще, а потому и вероятность реакции между ними выше, чем при более низких температурах. (Это справедливо в отношении любой реакции независимо от того, катализируется она ферментом или нет.) Однако высокие температуры (обычно выше $60^\circ C$) вызывают денатурацию белков вследствие необратимого разрушения их трехмерной структуры, после чего белки утрачивают способность выполнять свою функцию. Пищевые продукты после тепловой обработки могут дольше храниться именно потому, что прогревание подавляет ферментативную активность микроорганизмов, вызывающих разложение этих продуктов. Другую крайность составляют низкие температуры, при которых химические реакции протекают медленно. Охлаждение также предохраняет пищу от порчи; этот способ основан на замедлении действия ферментов.

Некоторые ферменты активны только в присутствии определенных неорганических или каких-нибудь малых органических молекул, которые сами не являются катализаторами. Такие вещества называют *кофакторами* или *коферментами*. Многие витамины служат коферментами. Витамины требуются че-

ловеку лишь в очень малых количествах, потому что коферменты, подобно самим ферментам, в химической реакции не разрушаются и могут использоваться вновь и вновь (см. гл. 11 и 12).

У организмов, обитающих в среде с крайними значениями температуры или pH, ферменты адаптированы к работе именно в этих условиях. Так, например, некоторые цианобактерии (разд. 3.1), живущие на поверхности ледников, адаптировались к температурам, близким к температуре замерзания воды. Другие представители той же группы обитают в горячих источниках Йеллоустонского парка, где pH может быть очень низким или, напротив, очень высоким, а температура воды достигает 80–85°C.

9.12. Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты — это самые крупные из молекул, образуемых живыми организмами. Есть два вида нуклеиновых кислот: **дезоксирибонуклеиновая кислота** (сокращенно **ДНК**), содержащая **генетическую информацию**, куда входит и информация о последовательности аминокислот в полипептидах (ДНК поэтому определяет структуру белков), и **рибонуклеиновая кислота (РНК)**, участвующая в синтезе белков.

Мономеры, из которых строятся нуклеиновые кислоты, называются **нуклеотидами**. Каждый нуклеотид состоит из фосфатной группы, пятиуглеродного сахара (пентозы) и азотсодержащего основания, в молекуле которого имеется одно или два кольца (рис. 9.28). Значение нуклеотидов не исчерпывается тем, что они служат мономерами для построения нуклеиновых кислот;

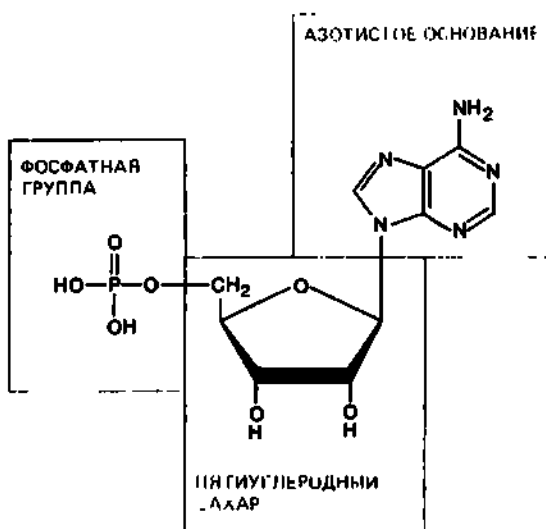


Рис. 9.28. Типичное строение нуклеотида — мономера нуклеиновых кислот. Пятиуглеродный сахар соединен с фосфатной группой, содержащей элемент фосфор, и с основанием, состоящим из одного или (как в данном случае) двух колец, содержащих атомы азота.

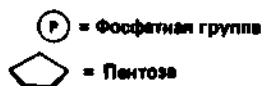
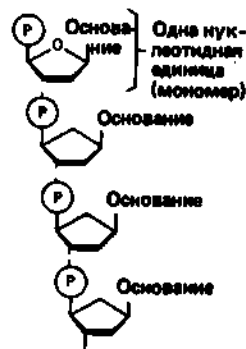


Рис. 9.29. Нуклеиновые кислоты строятся из нуклеотидов таким образом, что фосфатная группа одного нуклеотида присоединяется к сахару другого, и так далее.

некоторые нуклеотиды выполняют и другие функции. Так, нуклеотид АТФ (аденозинтрифосфат) поставляет энергию для большинства химических реакций, протекающих в живом организме.

Когда нуклеотиды полимеризуются, объединяясь в молекулы нуклеиновых кислот, фосфатная группа одного нуклеотида связывается с сахаром другого, так что возникает длинная цепь из чередующихся остатков сахара и фосфатных групп, или сахара-фосфатный остов молекулы, по одну сторону которого выступают наружу основания (рис. 9.29).

Сказанное здесь — это всего лишь краткое вступление к разделу о нуклеиновых кислотах; сам же этот раздел составляет одну из увлекательнейших областей биологии, в чем мы убедимся, знакомясь с гл. 14 и 15.

Краткое содержание главы

Живые организмы подчиняются тем же физическим и химическим законам, что и неживые системы. Так же как и неживая материя, организмы построены из атомов, которые объединяются друг с другом в различных комбинациях, образуя химические соединения. В живых клетках непрерывно осуществляются всевозможные химические реакции, в которых по мере необходимости образуются те или иные вещества.

Организмы состоят из воды, из различных неорганических ионов и из многих органических соединений (табл. 9.3). Химия живого насчитывает всего лишь около 20 элементов, тогда как в природе их известно более 100.

Вода — главный компонент всех живых организмов — абсолютно необходима для жизни. Своеобразная структура молекул воды и их способность к образованию водородных связей придают воде ряд уникальных, важных для жизни свойств: вода растворяет полярные и ионные вещества; образует поверхности раздела с неполярными веществами; заполняет мелкие поры благодаря своей капиллярности; обеспечивает равномерное распределение тепла по всему организму; способствует охлаждению тела, испаряясь с его поверхности; обладает в жидком состоянии большей плотностью, чем в твердом. Эти свойства делают воду совершенно незаменимой в экономике живого.

У органических молекул имеется углеродный скелет. В живых организмах присутствуют четыре главные группы органических соединений. Каждая из этих групп имеет свои мономерные единицы, объединяющиеся в полимеры (табл. 9.4).

Таблица 9.3. Химический состав обычных бактерий (за исключением воды)

Тип молекул	% от общей сухой массы	Примечания
Малые молекулы	10	Неорганические ионы, мономеры, коферменты
Полисахариды и липиды	16	Входят в состав защитной клеточной стенки и мембраны; внутри клетки запасается некоторое количество гликогена
ДНК	4	Одна молекула на бактериальную клетку; длина каждой такой молекулы равна примерно 1 мм, но она очень сильно свернута; длина самой клетки равна всего 0,002 мм
РНК	20	Около 3000 различных видов
Белки	50	Около 2500 различных видов; приблизительно 1/3 составляют структурные белки и 2/3 — ферменты

Таблица 9.4. Главные органические соединения

Группа	Мономеры	Синтез ⇌ Распад	Полимеры
Углеводы	Моносахариды	⇌	Полисахариды
Липиды	Глицерол + Жирные кислоты	⇌	Триацилглицеролы (ненасыщенные полимеры)
Белки	Аминокислоты	⇌	Полипептиды
Нуклеиновые кислоты	Нуклеотиды	⇌	ДНК, РНК

В некоторых углеводах и липидах запасается энергия, которая при необходимости может быть извлечена в процессе их расщепления. Среди углеводов растений важную роль играет такой полисахарид, как целлюлоза, несущая опорные функции. Липиды представляют собой неполярные соединения, и поэтому они нерастворимы в воде; эти соединения – необходимые компоненты всех биологических мембран. К липидам относятся также и некоторые важные гормоны.

Белки и нуклеиновые кислоты выполняют главные функции в управлении ростом, метаболизмом и размножением. Ферменты – это белковые катализаторы; тысячи ферментов, которыми оснащены клетки, дают им возможность быстро осуществлять химические реакции при низких температурах. Важное место среди белков занимают также структурные белки, гормоны и токсины.

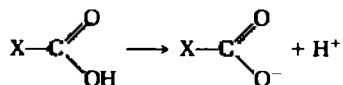
Проверьте себя

В тех случаях, когда предложено несколько ответов, выберите из них тот, который считаете правильным.

- В чем заключается различие между атомом натрия и ионом натрия?
- Положительно заряженный ион имеет:
 - больше протонов, чем электронов;
 - больше электронов, чем протонов;
 - одинаковое число протонов и нейтронов;
 - одинаковое число протонов и электронов;
 - больше нейтронов, чем электронов.

В п. 3 и 4 выберите один из ответов, приведенных в скобках.

- Какая связь образуется в результате обобществления электронов, принадлежащих разным атомам (ковалентная, ионная)?
- Атомы в молекуле воды удерживаются (ковалентными, ионными, водородными) связями.
- Карбоксильная группа, будучи окружена водой, диссоциирует:



Следовательно, молекула с карбоксильной группой представляет собой:

- кислоту;
- основание;

- в) соль;
- г) нуклеотид.
- 6. Напишите химические формулы:
 - а) воды;
 - б) поваренной соли;
 - в) двуокиси углерода;
 - г) молекулярного кислорода.
- 7. Вода обладает способностью растворять ионные вещества, потому что:
 - а) она содержит ионы;
 - б) ее молекулы полярны;
 - в) атомы в ее молекулах соединены ионными связями;
 - г) она содержит кислород;
 - д) атомы в ее молекулах соединены ковалентными связями;
- 8. Какое из названных ниже соединений *не* построено из моносахаридов?
 - а) крахмал;
 - б) гликоген;
 - в) целлюлоза;
 - г) гемоглобин.
- 9. Заполните пробелы в приведенной ниже таблице:

Краткая характеристика главных групп органических соединений

Группа	Роль в живых организмах
а.	1. Главный источник энергии 2. Опорная функция в растениях
б.	1. Компоненты биологических мембран 2. Форма запасаания энергии 3. Гормоны
Белки	в. 1. 2. д. 1. 2.

- 10. Допустим, что у вас имелся раствор определенного фермента. Разделив его на две равные части, вы влили эти порции в две пробирки, содержащие одинаковые количества субстрата данного фермента. По истечении нескольких минут вы проверили содержимое пробирок и обнаружили, что в пробирке А субстрат изменился, а в пробирке Б остался без изменений. Только тут вы заметили, что пробирка Б стоит на плитке, включенной на «максимум». По-видимому, фермент в пробирке Б не работал, так как он:
 - а) распался до аминокислот;
 - б) подвергся какому-то каталитическому воздействию;
 - в) подвергся денатурации;
 - г) оказался обезвоженным.

Вопросы для обсуждения

- 1. Вернемся к п. 10 предыдущего раздела. Что получили бы вы в пробирке А, если бы в начале опыта вы ввели в нее больше фермента? Если бы ввели больше субстрата?

Глава 10

Жизнь клетки

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Рассказать, в каких случаях следует применять световой микроскоп, трансмиссионный электронный микроскоп и сканирующий электронный микроскоп.
2. Описать структуру клеточной мембраны и пояснить связь между структурой мембраны и ее способностью осуществлять обмен различными веществами между клеткой и средой.
3. Дать определение таким процессам, как диффузия, облегченная диффузия, активный транспорт, эндоцитоз, экзоцитоз и осмос. Сформулировать характеристики этих процессов и указать различия между ними.
4. Назвать функции перечисленных ниже структур и указать, в каких клетках (растительных, животных или прокариотических) они содержатся: клеточная мембрана, ядро, ядерная мембрана, нуклеарная область, рибосома, митохондрия, клеточная стенка, хлоропласт, вакуоль, лизосома, эндоплазматический ретикулум, комплекс Гольджи, ресничка, жгутик, мезосома.
5. Перечислить не менее трех признаков, по которым можно отличить растительную клетку от животной.
6. Перечислить важнейшие различия между эукариотическими и прокариотическими клетками.
7. Охарактеризовать функцию митоза при клеточном делении и кратко рассказать, как происходит этот процесс.

«Взяв кусочек чистой светлой пробки, я отрезал от него ... острым как бритва перочинным ножом очень тонкую пластинку. Когда затем я поместил этот срез на черное предметное стекло ... и стал разглядывать его под микроскопом, направив на него свет с помощью плоско-выпуклого зеркала, я очень ясно увидел, что весь он пронизан отверстиями и порами — эти поры, или ячейки, были не слишком глубокими, а состояли из очень многих маленьких ячеек, вычлененных из одной длинной непрерывной поры особыми перегородками ... Такое строение свойственно не одной только пробке. Я рассматривал при помощи своего микро-

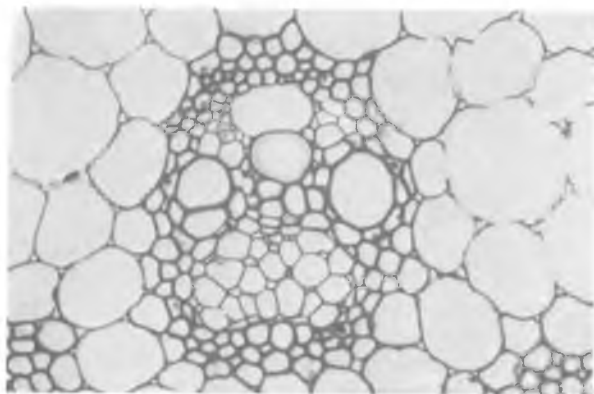


Рис. 10.1. Поперечный срез стебля злака при большом увеличении в световом микроскопе. Разные типы клеток различаются по размерам и по толщине стенок. (Carolina Biological Supply Company.)

скопа сердцевину бузины и различных деревьев, а также внутреннюю мякоть полого стебля тростника, некоторых овощей и других растений: фенхеля, амброзии, моркови, лопуха, ворсянки, папоротника... и т.п.

И обнаружил у всех у них то же план строения, что и у пробки.»

Этимися словами, написанными в 1665 г., англичанин Роберт Гук впервые сообщил о существовании клеток. В пробке Гук наблюдал, вообще-то говоря, не клетки, а лишь пустые, мертвые *клеточные стенки*, лишенные некогда наполнявшего их живого содержимого.

После открытия Гука клетки обнаруживали под микроскопом у всевозможных видов растений (рис. 10.1). Сходные структуры наблюдали и у животных, но здесь выявить их было труднее, поскольку животные клетки лишены толстых стенок, имеющих у клеток растений. Сообщали исследователи и о многих крошечных организмах, состоящих всего из одной клетки.

Прошло свыше полтора столетия и в 1838–1839 гг. ботаник Маттиас Шлейден и зоолог Теодор Шванн сформулировали концепцию, известную теперь как *клеточная теория*. Согласно этой теории: 1) клетки представляют собой основные элементы жизни – мельчайшие единицы, которые еще можно назвать «живыми»; и 2) все организмы состоят из одной или из многих клеток. В 1855 г. Рудольф Вирхов добавил к этим двум утверждениям еще одно: 3) все клетки образуются только в результате деления других клеток.

В этой главе мы познакомимся со строением клеток, узнаем, как работают их отдельные части и как клетки воспроизводятся. Но прежде всего мы кратко опишем устройство микроскопов, дающих возможность увидеть структуры, которые невооруженным глазом рассмотреть нельзя.

10.1. Микроскопы

Световые микроскопы с двумя линзами были изобретены в XVI в. Как это ни странно на первый взгляд, но увеличение, создаваемое микроскопом, вовсе не главный фактор, т.е. не от него в первую очередь зависит, насколько маленький объект можно рассмотреть с помощью данного микроскопа. Главное – это разрешающая способность микроскопа, т.е. способность давать раздельное изображение двух близких друг к другу объектов. Разрешающая способность, например, человеческого глаза равна приблизительно 0,1 мм; иными словами, 0,1 мм – это наименьшее расстояние, на котором человеческий глаз способен воспринимать две точки раздельно.

Без повышения разрешающей способности нет смысла повышать увеличение. Если линзы не дают возможности различать детали объекта (т.е. воспринимать их как отдельные элементы), то изображение будет туманным, и при большем увеличении мы получим просто-напросто более крупное, но такое же туманное изображение.

До сих пор мы имели в виду лишь общую ситуацию – различение двух разных объектов или двух деталей одного и того же объекта. Если же роль «объектов» играют две стороны одной и той же частицы, то сама частица будет видна в том случае, если она не меньше минимального разрешения данного микроскопа. Разрешающая способность светового микроскопа ограничивается длиной волны света: чем меньше длина волны, тем выше разрешающая способность. Наименьшим длинам волн видимого света, в фиолетовой области, соответствует разрешающая способность приблизительно 200 нм (табл. 10.1). При таком разрешении некоторые клеточные структуры не видны вообще, а детали многих других различаются с трудом (табл. 10.2).

Электронный микроскоп был изобретен в тридцатых годах. Из гл. 9 мы знаем, что электроны ведут себя как частицы, но пучок электронов обнаруживает и волновые свойства подобно световому пучку. Однако для пучка электронов длина волны значительно короче длин волн видимого света, что и обеспечивает более высокую разрешающую способность электронного микроскопа по сравнению со световым микроскопом.

В принципе электронный микроскоп устроен так же, как световой, только роль светового пучка выполняет в нем пучок электронов, а фокусируется этот пучок не линзами, а электромагнитами. В *трансмиссионном электронном микроскопе* электроны проходят сквозь объект подобно тому, как в световом микроскопе сквозь него проходит свет. В результате пучок электронов создает изображение объекта на фотографической пластинке (рис. 10.2).

Таблица 10.1. Меры длины

1 метр (м) = 100 сантиметрам (см)
1 см = 10 миллиметрам (мм)
1 мм = 10^{-3} м ¹⁾ = 10^3 микрометрам (мкм)
1 мкм = 10^{-6} м = 10^{-3} мм = 10^3 нанометрам (нм)
1 нм = 10^{-9} м = 10^{-6} мм
Приставка «санти» означает одну сотую
«милли» – одну тысячную
«микро» – одну миллионную
«нано» – одну миллиардную

¹⁾ $1/10 = 0,1 = 10^{-1}$; $10^{-3} = 1/1000$; $10^{-6} = 1/1\,000\,000$.

Таблица 10.2. Размеры некоторых биологических объектов

Нервная клетка	до 2 м в длину (но <i>очень тонкая</i>)
Соматическая животная клетка средних размеров	10–20 мкм в диаметре
Соматическая растительная клетка средних размеров	30–50 мкм в диаметре
Хлоропласт цветкового растения	5–10 мкм в длину
Митохондрия	до 7 мкм в длину
<i>Escherichia coli</i> (бактерия)	2 мкм в длину
Рибосома	25 нм в диаметре
Молекула ДНК	2 нм в толщину
Атом водорода	0,1 нм в диаметре

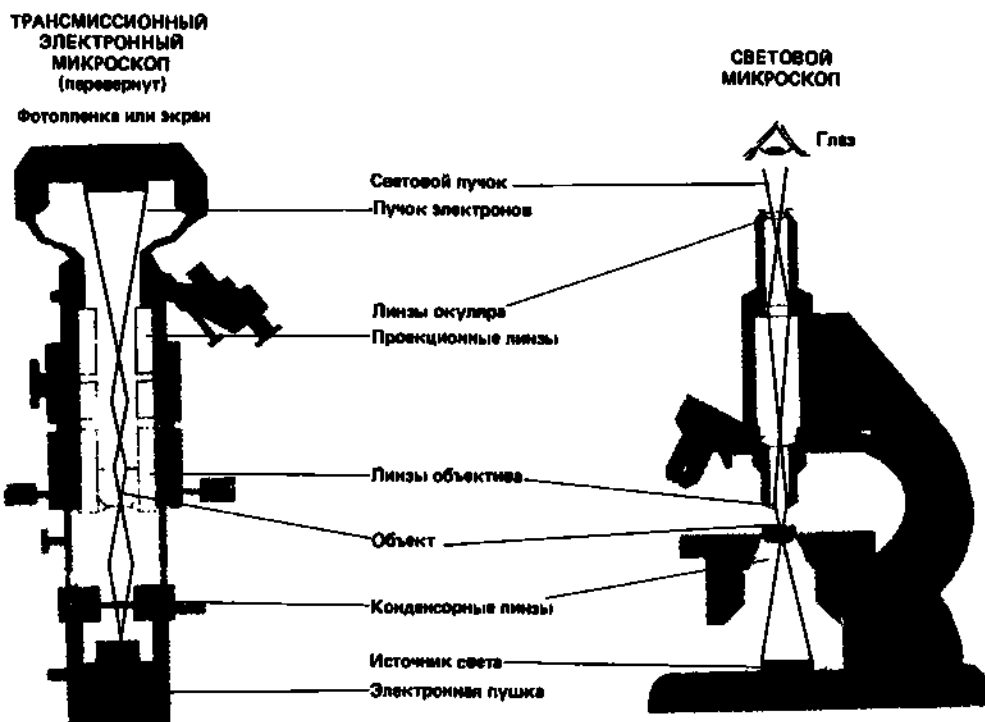


Рис. 10.2. Сравнение светового и электронного микроскопов. Электронный микроскоп изображен здесь перевернутым, чтобы легче было со-

поставлять отдельные его части с соответствующими частями светового микроскопа.

Одно из главных неудобств электронного микроскопа заключается в том, что в камере объектов должен поддерживаться высокий вакуум, потому что в воздушной среде электроны легко отклоняются и захватываются молекулами газа. Живая материя не может существовать в высоком вакууме, так как в этих условиях испаряется вся содержащаяся в ней вода; поэтому при помощи трансмиссионного электронного микроскопа можно исследовать только фиксированный материал. Кроме того, срезы должны быть очень тонкими, чтобы сквозь них могли проходить электроны.

В сканирующем электронном микроскопе, который был изобретен в пятидесятых годах, электроны отражаются от поверхности объекта и создают изображение при движении в обратном направлении. Предел разрешения у сканирующего электронного микроскопа ниже, чем у трансмиссионного, и ему требуется не столь высокий вакуум. Благодаря этому с помощью сканирующего электронного микроскопа можно проводить прижизненные исследования некоторых организмов с достаточно твердыми покровами. Он позволяет также получать превосходные фотографии, воспроизводящие в мельчайших деталях строение поверхности некоторых живых существ (рис. 10.3).

В любом микроскопе видимое изображение получают благодаря тому, что одни части исследуемого объекта поглощают или отклоняют больше света или больше электронов, чем другие. Чтобы усилить контрастность конечного изображения, почти все объекты окрашивают. В световой микроскопии ис-

Рис. 10.3. Микрофотография головы плодовой мушки, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Плодовые мушки часто используются в генетических экспериментах. (The Johns Hopkins University. Applied Physics Laboratory.)



пользуют красители, а для трансмиссионного электронного микроскопа употребляют вместо красителей вещества (например, свинец), способные поглощать электроны. Для сканирующего электронного микроскопа материал часто замораживают, чтобы получить поверхность, покрытую льдом.

10.2. Строение клеток

Возьмем орган или ткань человеческого тела – сердце, мозг, печень или, например, челюстную кость – и поступим, как Гук, т.е. приготовим из него тонкий прозрачный срез. Окрасив этот срез соответствующим образом и поместив его под микроскоп, мы увидим, что он действительно состоит из множества крошечных ячеек, или клеток. Не все эти клетки одинаковы. Они отличаются друг от друга и по размерам, и по форме, и по тому, какое количество красителя они способны поглотить. По всей вероятности, мы заметим, что клетки одного типа сгруппированы вместе, образуя *ткань*. Примером ткани может служить эпителий – тонкий слой упакованных клеток, покрывающий

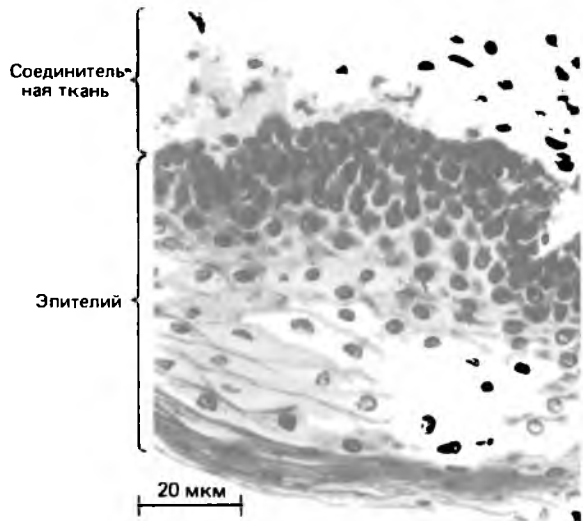


Рис. 10.4. Срез нёба человека (крыши полости рта), в котором можно различить два типа тканей. Нёбо выстлано уплощенными эпителиальными клетками, которые защищают глубже лежащие ткани. Поверхностные клетки (нижняя часть среза) отмирают и непрерывно сменяются; их замещают новые клетки, образующиеся в более темном среднем слое. Выше этого темного слоя эпителия видна соединительная ткань, содержащая много волокон. (Biophoto Associates.)

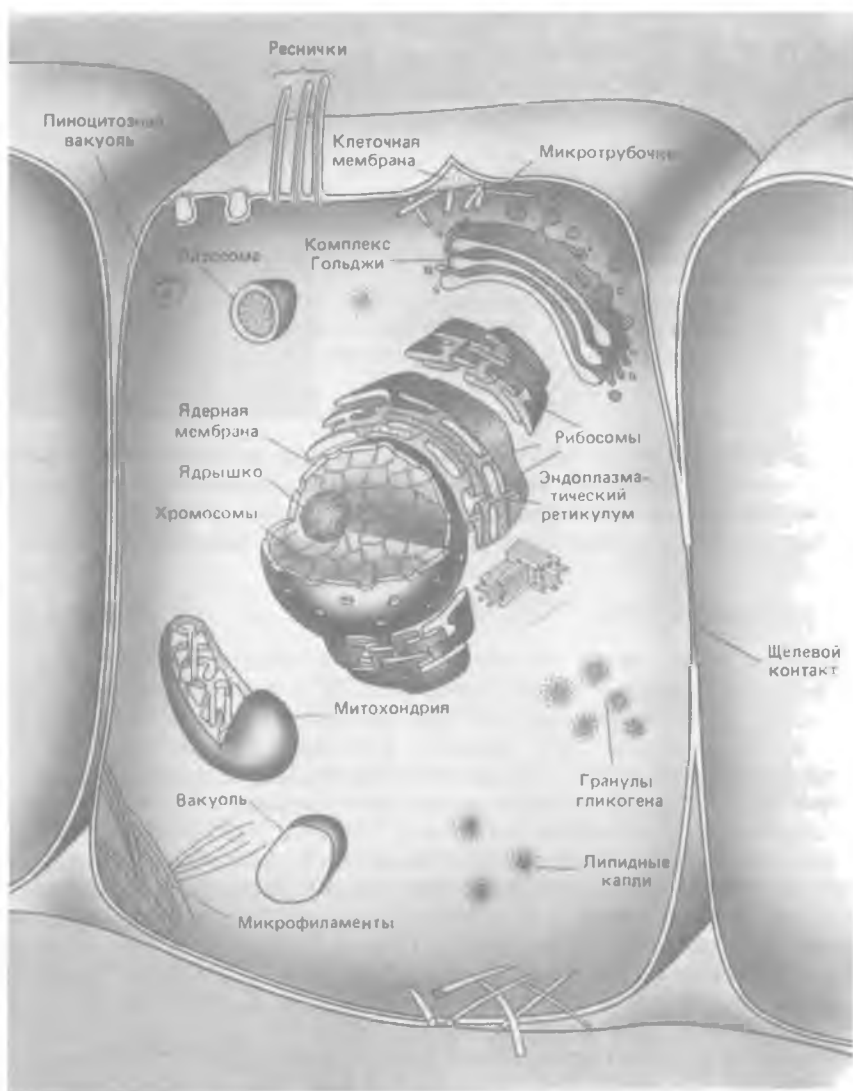


Рис. 10.5. Обобщенная животная клетка.

вающих тот или иной орган (рис. 10.4); другой пример – мышечная ткань, из которой в основном состоит сердце. Мы убедимся также, что изучаемый нами орган состоит из многих тканей, а каждая ткань в свою очередь образована особыми типами специализированных клеток. При большем увеличении мы обнаружим в каждой клетке разнообразные структуры, известные под общим названием *органелл*. Эти «маленькие органы» представляют собой рабочие части клетки.

Все клетки должны выполнять некие основные жизненные функции. Однако, кроме того, между ними существует еще и разделение труда: будучи

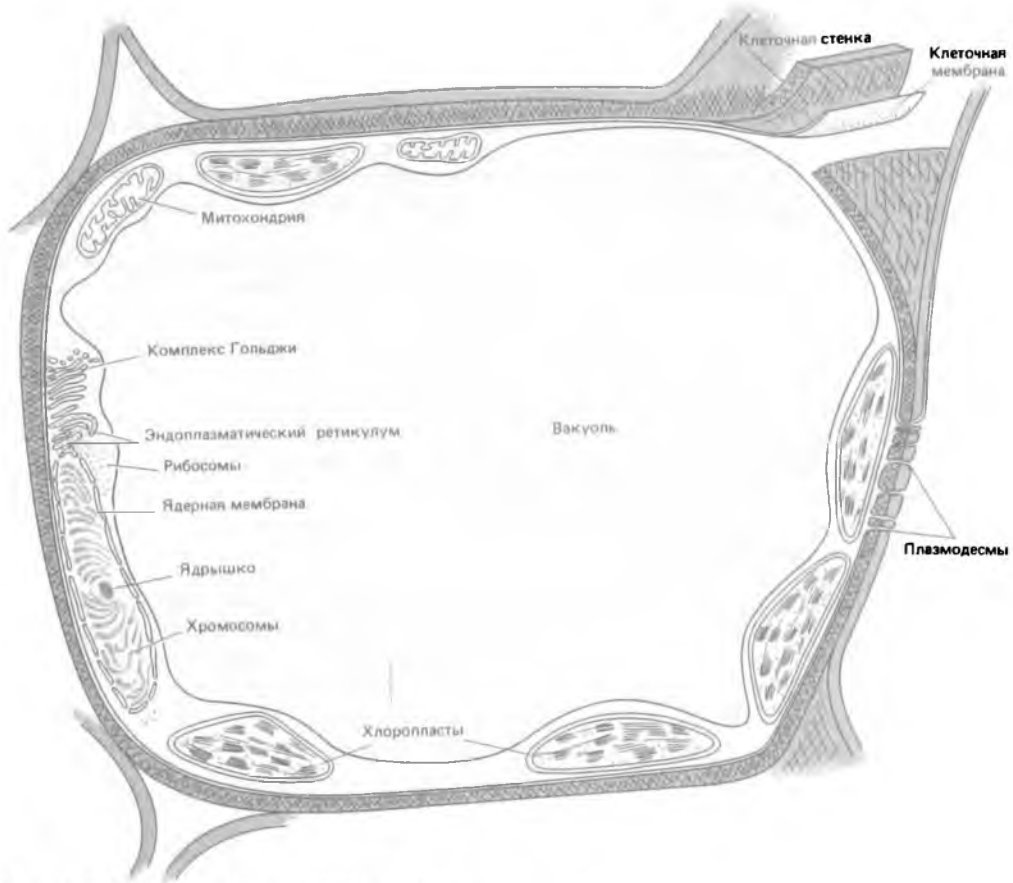


Рис. 10.6. Обобщенная растительная клетка.

частью многоклеточного организма, каждая клетка вместе с тем специализированна и вносит в общую экономику организма свой особый вклад. Например, специализированная функция клеток сердечной мышцы состоит в том, чтобы, сокращаясь, перекачивать кровь. Находясь в глубине тела, эти клетки не могут сами добывать себе пищу или поглощать из воздуха кислород; питательные вещества и кислород должны доставляться им другими специализированными клетками, а именно клетками пищеварительной системы, легких и крови. В специализированной клетке обычно нет никаких особых органелл или особых веществ, которых нет в других клетках; специализация достигается за счет усиленного развития тех или иных свойств, присущих клеткам почти всех типов. Мы вправе поэтому смотреть на специализированные клетки как на вариации некоего основного типа клеточной структуры и функции (рис. 10.5 и 10.6).

Некоторые организмы, в частности бактерии и простейшие, являются *одноклеточными*, т. е. состоят из одной-единственной клетки. Многие из них высокоспециализированны – приспособлены к своему особому образу жизни; поэтому и устроены они гораздо сложнее, чем клетки многоклеточных растений и животных.

В воображаемой «основной клетке» можно различить три главные части:

1) *клеточную мембрану*, окружающую клетку и отделяющую ее от внешней среды (у растений поверх мембраны имеется еще и мертвая клеточная стенка);

2) *цитоплазму*, содержащую воду, различные соли и органические соединения, а также ряд органелл;

3) *клеточное ядро* (у бактерий – *нуклеарная область*, или *нуклеоид*), в котором находится генетический материал клетки (ДНК и связанные с ней вещества).

Существуют два основных типа клеток. Мы сначала рассмотрим клетки, свойственные многоклеточным организмам и простейшим; бактериальные клетки (им посвящен конец этой главы) сильно от них отличаются. Некоторые клеточные органеллы имеются во всех клетках; это те органеллы, без которых клетка не может существовать. Присутствие других органелл связано с какой-нибудь специальной функцией, выполняемой клеткой в организме, и, конечно, такие органеллы обнаруживаются не в каждой клетке.

Обратимся теперь к органеллам, имеющимся у многоклеточных организмов; их же мы находим и у простейших.

10.3. Клеточная мембрана

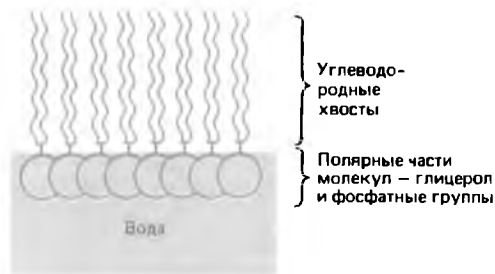
Одна из главных задач любого живого существа, будь то одиночная клетка или многоклеточный организм, – получение необходимых для жизни веществ, т.е. пищи, воды и кислорода. Одновременно организм должен избавляться от различных отходов жизнедеятельности, например, таких, как двуокись углерода. Обмен веществами со средой идет через *клеточную мембрану* (ее называют также *плазматической мембраной*) – тонкую пленку, покрывающую всю клетку.

Молекулы любого вещества находятся в непрерывном беспорядочном движении. При этом они стремятся переходить из области с более высокой их концентрацией в область более низкой концентрации, так что реальное их перемещение происходит *по градиенту концентрации*. Такое движение носит название *диффузии*.

Многие вещества способны диффундировать в клетки или из клеток по градиентам концентрации. Предоставленные самим себе, такие вещества вскоре равномерно распределились бы между клеткой и средой, т.е. их концентрации в клетке и в среде сравнялись бы. Однако, для того чтобы клетка могла оставаться живой, ее химический состав должен быть относительно постоянным. Он может колебаться лишь в узких пределах, что никак не соответствует подчас резко изменяющемуся химическому составу внешней среды. Проблема эта была бы не столь сложной, если бы клетка могла довести свой химический состав до некоего совершенства, а затем обособиться от среды, изолировать себя от нее. Однако это невозможно, поскольку клетке приходится непрерывно поглощать новые молекулы – питательные вещества и кислород – и непрерывно удалять отходы. Клетка должна, следовательно, поддерживать оживленный, но строго регулируемый обмен со средой. Регулирование этого обмена осуществляет клеточная мембрана.

Строение. Клеточная мембрана настолько тонка, что она не видна в световом микроскопе, но о ее существовании исследователи узнали задолго до того, как она была выявлена в трансмиссионном электронном микроскопе. В начале нашего века Овертон (H. Overton) обнаружил, что скорость проникнове-

Рис. 10.7. Распределение липидов по поверхности воды слоем толщиной всего в одну молекулу. Кругками изображены полярные части молекул триацилглицеролов и фосфолипидов, состоящие из глицерола, соединенного с полярными концами остатка жирных кислот или с фосфатными группами (см. рис. 9.23). Эти полярные части молекул обращены к воде, которая тоже полярна. Хвосты липидных молекул – углеводородные цепи жирных кислот – неполярны и поэтому располагаются перпендикулярно поверхности воды. Здесь они находятся в контакте не с водой, а друг с другом.



ния многих веществ в эритроциты прямо пропорциональна их *растворимости* в липидах. Поскольку липиды – вещества неполярные, они способны растворять в себе другие неполярные вещества. Поэтому говорят, что клеточная мембрана высоко *проницаема* для веществ, растворимых в липидах. Овертон предположил, что клеточная мембрана содержит большое количество липидов; вещества растворяются в ней, проходят сквозь нее, и оказываются по другую сторону мембраны.

Однако растворимость в липидах не объясняет всех характеристик проницаемости клеточной мембраны. Вода и ряд водорастворимых (полярных) веществ проникают в клетки гораздо быстрее, чем следовало бы ожидать, исходя из их растворимости в липидах.

Клеточная мембрана также более проницаема для незаряженных молекул, чем для ионов, несущих электрический заряд. Так, ионы калия и хлора, сравнимые по величине с молекулами воды, проходят через клеточную мембрану в 10000 раз медленнее, чем эти последние. Положительно и отрицательно заряженные ионы в этом смысле также различаются; как правило, положительно заряженные ионы проникают в клетки легче.

В 1925 г. Э. Гортер и Ф. Грендел (E. Gorter, F. Grendel) выделили липиды из клеточной мембраны, вызвав разрушение эритроцитов и отделив их мембраны от клеточного содержимого. Полученные липиды они распределили по поверхности воды слоем толщиной в одну молекулу (мономолекулярным слоем; рис. 10.7). Площадь поверхности воды, покрытой таким мономолекулярным слоем липидов, оказалась вдвое больше, нежели вычисленная площадь исходных эритроцитов. Отсюда был сделан вывод, что клеточная мембрана состоит из двойного слоя липидных молекул (бимолекулярного слоя, бислоя). Изучение поверхностного натяжения и гибкости пограничного слоя клетки позволило заключить, что в клеточной мембране содержится также белок.

Наконец, в трансмиссионном электронном микроскопе клеточная мембрана была выявлена как двуслойная структура толщиной приблизительно 10 нм (0,00001 мм) (рис. 10.8).

На рис. 10.9 представлена принятая в настоящее время так называемая *жидкостно-мозаичная модель* клеточной мембраны. Липиды, содержащиеся в мембране, – это в основном фосфолипиды (в животных клетках содержится также большое количество холестерина) (см. рис. 9.23). Молекулы липидов расположены в два слоя таким образом, что их неполярные водоотталкивающие концы находятся в глубине мембраны, а полярные водорастворимые концы обращены к внутренней и внешней водной среде. В мембрану вкра-



Рис. 10.8. На этой электронной микрофотографии видна двуслойная структура клеточной мембраны. (Biophoto Associates.)

плены различные белковые молекулы. Некоторые из них находятся на внешней или на внутренней поверхности липидной части мембраны; другие пронизывают всю толщину мембраны насквозь. Эту модель мембраны называют «жидкостно-мозаичной», поскольку она предполагает, что в мембране имеется много различных белков (образующих своего рода мозаику) и что многие из них не остаются на месте, а как бы плавают в жидких липидных слоях мембраны.

К некоторым белкам, находящимся на наружной поверхности клетки, присоединены сахара; такие белки называют *гликопротеинами* (от греч. «гликис» – сладкий) (рис. 10.9). Белки, гликопротеины и липиды клеточных мембран в клетках разных типов неодинаковы, поэтому каждый тип клеток имеет как бы свой ярлык, на котором «текст» записан в основном гликопротеинами, выступающими из клеточной мембраны. Известно, например, что у человека эритроциты разных групп крови (скажем, А и В) отличаются друг от друга природой сахаров, присоединенных к одному из белков, находящихся на клеточной поверхности. Яйцеклетка и сперматозоид узнают друг друга по гликопротеинам клеточной поверхности, которые подходят друг к другу, как отдельные элементы головоломки; это взаимное узнавание – необходимый этап, предшествующий проникновению сперматозоида в яйцеклетку. Белки, играющие роль «ярлыков», сообщают клеткам, перемещающимся в развиваю-

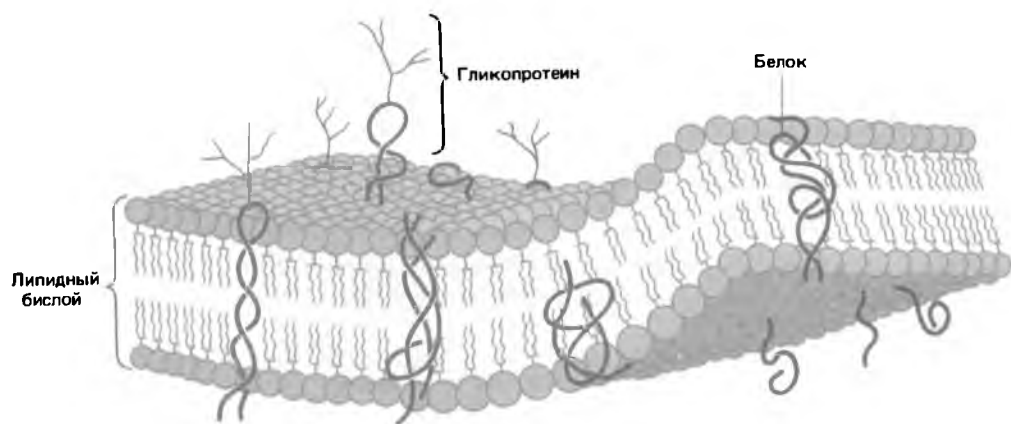


Рис. 10.9. Строение клеточной мембраны согласно жидкостно-мозаичной модели. Белки и гликопротеины погружены в двойной слой липидных молекул, обращенных своими полярны-

ми концами (голубые кружки) наружу, а неполярными (волнистые голубые линии) в глубь мембраны.

щемся зародыше животного, что они, наконец, достигли предназначенного им места подле клеток других типов. Благодаря этим же белкам клетки, принадлежащие к одному типу, удерживаются вместе, образуя ткани.

Функция. Клеточная мембрана обладает *избирательной проницаемостью*, т.е. одни вещества проходят через нее легче, чем другие. Выше мы говорили о том, что вещества, способные растворяться в липидах, могут проходить через мембрану, просто-напросто растворяясь в ней. Однако перемещение ионов и небольших органических мономеров, вроде глюкозы и аминокислот, происходит гораздо быстрее, чем можно было бы ожидать от полярных молекул, растворяющихся в тонком слое липида. У нас имеются доказательства, что эти вещества вводятся в клетки (или выводятся из них) специальными *переносчиками*, содержащимися в клеточной мембране. Многие белковые молекулы, находящиеся в клеточной мембране, действуют как переносчики различных веществ.

При *облегченной диффузии* переносчик, функционирующий в клеточной мембране, на одной стороне мембраны соединяется с молекулой или ионом, а на другой стороне — отдает их, пройдя с ними вместе короткий путь через мембрану. Клетка не расходует на это никакой энергии, если не считать энергию, затраченную на само образование переносчика. Переносчик в сущности только делает мембрану более проницаемой для того вещества, которое он переносит.

Обычный пример облегченной диффузии — проникновение в клетку глюкозы; именно облегченная диффузия позволяет большинству клеток поглощать этот простой сахар быстрее, чем он мог бы диффундировать через липиды клеточной мембраны. В человеческом организме, например, поглощают глюкозу с помощью молекул-переносчиков клетки печени, мышечные клетки и эритроциты. Посредством облегченной диффузии глюкоза (или другие вещества) может также выводиться из клеток. Когда уровень глюкозы в крови снижается, клетки печени выделяют глюкозу в кровь, используя для этого те же самые переносчики, при помощи которых они поглощали глюкозу, когда ее уровень в крови был высоким.

В отличие от облегченной диффузии *активный транспорт* — это перемещение веществ против их градиентов концентрации; вещества переходят при этом из той области, где их концентрация ниже, туда, где она и без того уже выше. Поскольку такое перемещение происходит в направлении, противоположном нормальной диффузии, клетка должна затрачивать при этом энергию.

Среди примеров активного транспорта лучше всего изучен, пожалуй, так называемый натрий-калиевый насос (Na^+/K^+ -насос). Этот насос откачивает ионы натрия из клетки и накачивает в клетку ионы калия, используя для этого АТФ (аденозинтрифосфат — соединение, которое служит источником энергии для многих клеточных функций; см. разд. 11.3).

Тот факт, что натрия в клетке меньше, чем вне клетки, можно было бы объяснить просто непроницаемостью клеточной мембраны для натрия. Что же убеждает нас в существовании натриевого насоса? Во-первых, опыты с отравлением клеток, после чего они перестают синтезировать АТФ, поставляющий энергию для этого насоса. Такие отравленные клетки теряют способность удерживать натрий снаружи, а калий — внутри; калий просачивается из них наружу, а содержание в них натрия, напротив, растет. Во-вторых, если клетки, содержащие радиоактивный натрий, перенести в среду с нерадиоактивным натрием, то радиоактивный натрий постепенно переходит из них в среду, а нерадиоактивный в то же самое время поступает внутрь. Этот опыт

показывает, что натрий и входит в клетку, и выходит из нее, а следовательно, клеточную мембрану нельзя считать непроницаемой для натрия.

Интересно указать, что одна из форм ожирения связана с пониженным содержанием в клеточных мембранах молекул-переносчиков, выполняющих роль натриевого насоса. Поскольку системы активного транспорта расходуют при этом меньше энергии, организму для обеспечения его жизнедеятельности требуется меньше пищи и ее избыток превращается в жир.

Как же работают эти системы облегченной диффузии и активного транспорта? По-видимому, в клеточной мембране содержатся белки и родственные им вещества, способные изменять свою форму при связывании с молекулой, которую им предстоит перенести. Возможно, что вследствие этого изменения в мембране на время открывается какая-то пора (пору эту можно увидеть; правда, выглядит она не как настоящее отверстие, а лишь как пятнышко на мембране, временно изменившее свою форму, так что транспортируемая молекула легко может сквозь него пройти). В случае активного транспорта энергия АТФ, быть может, расходуется на то, чтобы помочь транспортируемой молекуле, пройдя через мембрану, отделиться от своего переносчика. Возможно также, что за счет этой энергии изменяется конфигурация системы активного транспорта, благодаря чему эта система оказывается способной захватить с собой на обратном пути уже другую молекулу, отличную от первой.

До сих пор мы еще ничего не сказали о транспорте одного очень важного вещества, а именно воды. Хотя вода совершенно необходима живой клетке, однако клетка, насколько нам известно, не располагает никакой специальной системой ни для ее поглощения, ни для ее вывода наружу. По-видимому, вода проходит сквозь клеточную мембрану совершенно свободно путем так называемого осмоса.

Осмозом называют прохождение воды через избирательно проницаемую мембрану, в частности через клеточную мембрану. В случае клеточной мембраны осмос частично обусловлен диффузией отдельных молекул воды сквозь эту мембрану, а частично — током воды через особые поры в мембране. Поскольку концентрация всякого водного раствора зависит от количества растворенного в воде вещества, вода стремится переходить из более разбавленного раствора (где концентрация *воды выше*) в более концентрированный (где концентрация *воды* соответственно *ниже*).

Осмотическое движение воды зависит от двух главных факторов: 1) от общей концентрации всех растворенных в воде частиц по обе стороны мембраны и 2) от давления, создаваемого каждым раствором. При прочих равных условиях вода стремится переходить через избирательно проницаемую мембрану от менее концентрированного раствора к раствору с более высокой общей концентрацией всех растворенных частиц (рис. 10.10). Однако при этом в какой-то момент вода, поступившая в более концентрированный раствор, может развить такое давление, что это давление будет вытеснять ее наружу с такой же скоростью, с какой она поступает внутрь.

Не обладая способностью насасывать или откачивать воду непосредственно, клетки регулируют приток и отток воды, изменяя концентрацию находящихся в них растворенных веществ. Чтобы поглотить больше воды, клетка поглощает больше ионов различных солей, молекул глюкозы или других растворимых соединений. В результате в клетке повышается концентрация растворенных частиц. Вода по законам осмоса начинает поступать в клетку, стремясь к выравниванию своей собственной концентрации по обе стороны мембраны.

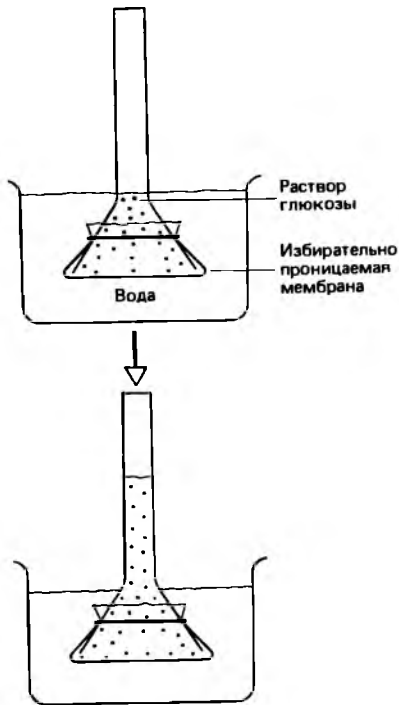
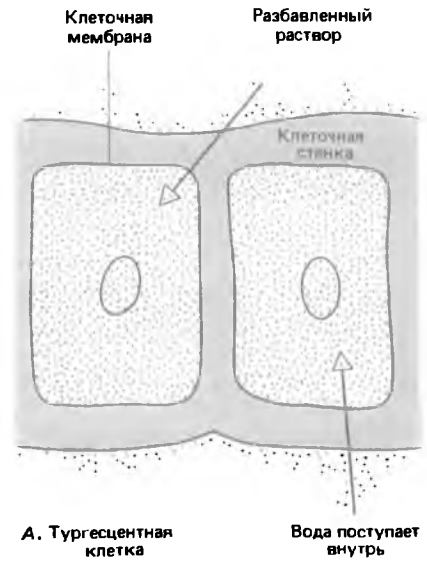
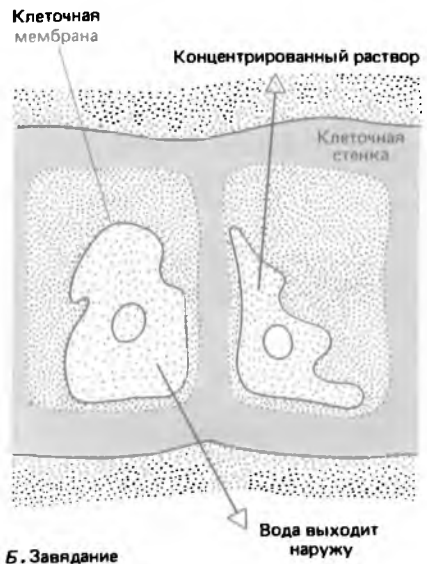


Рис. 10.10. Осмос в искусственной системе. Трубку, содержащую раствор глюкозы и закрытую с одного конца мембраной, пропускающей воду, но не пропускающей глюкозу, опускают закрытым концом в сосуд с водой. Вода может проходить через мембрану в том и в другом направлении; однако молекулы глюкозы в трубке мешают движению соседних молекул воды, и потому больше воды входит в трубку, чем выходит из нее. Раствор поднимается в трубке до тех пор, пока давление его столба не станет достаточным для того, чтобы вытеснить воду из трубки с такой же скоростью, с какой она поступает внутрь.



А. Тургесцентная клетка



Б. Завядание

Рис. 10.11. Тургор и завядание у растений. **А.** Растительные клетки, окруженные разбавленным раствором, поглощают воду путем осмоса через клеточную мембрану и остаются тургесцентными. **Б.** Растительные клетки, окруженные концентрированным раствором, теряют воду вследствие осмоса, и растение завядает.

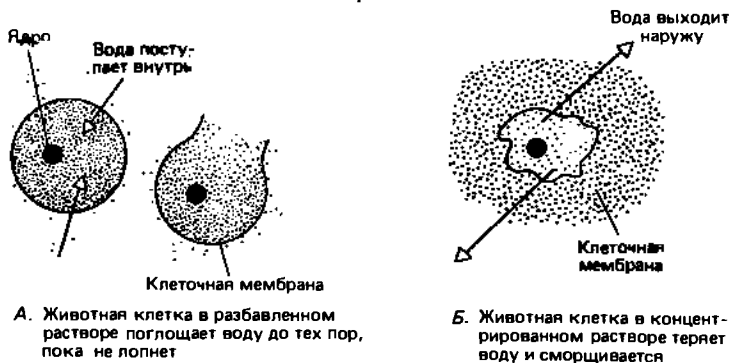


Рис. 10.12. Осмос в животной клетке.

Так работает эта система до тех пор, пока концентрация растворенных веществ вне клетки и в клетке примерно одинакова. А что происходит, когда концентрация внутри и вне клетки очень сильно различается? Если в среде концентрация растворенных веществ выше, чем в самой клетке, или если средой для клетки служит практически сухой воздух, то клетка теряет воду и сморщивается, как это бывает, когда растения привядают в сухой жаркий день. С оттоком воды содержимое клетки сжимается и отходит от клеточных стенок (рис. 10.11). Если, однако, увядшее растение поместить в воду, то вода вновь поступает в клетки. Они становятся *тургесцентными*, т.е. набухают от воды и снова прижимаются к клеточным стенкам, подчиняясь *тургорному давлению*, направленному изнутри наружу. Клеточные стенки способны растягиваться лишь до известного предела, после которого они начинают оказывать противодействие, вытесняя воду из клеток с такой же скоростью, с какой она в них поступает. Таким способом клеточные стенки защищают клетки: не дают им лопнуть под напором избытка воды.

Многие животные клетки, если поместить их в чистую воду или в очень разбавленный раствор, лопаются, потому что у них нет клеточных стенок (рис. 10.12). Во избежание этого лекарственные препараты, предназначенные для внутривенного введения, готовят не на чистой воде, а на специальных солевых растворах. Животные клетки, соприкасающиеся с водой постоянно, например клетки, выстилающие желудочно-кишечный тракт человека, обладают приспособлениями, которые не дают им поглощать слишком много воды. Когда мы пьем воду, она всасывается и распределяется постепенно; именно поэтому клетки в нашем организме и не лопаются.

Клеточная мембрана может поглощать или выводить наружу не только отдельные молекулы или ионы, но также и крупные молекулы или частицы, составленные из многих молекул. Эта способность мембраны зависит от ее жидкостной природы. В процессе *эндоцитоза* (*эндо*—внутри; *цито*—клетка) часть мембраны, перетекая, образует выступы и охватывает ими частицу, находящуюся вне клетки. Затем края выростов смыкаются и частица оказывается заключенной в мембранный пузырек. Пузырек отшнуровывается от клеточной мембраны и перемещается во внутреннюю часть клетки (рис. 10.13). (При этом в клеточной мембране не остается никакого отверстия, потому что мембрана, будучи очень гибкой, мгновенно «запечатывается»). Процесс, обратный эндоцитозу, — *экзоцитоз* (*экзо*—снаружи), выводит содержимое мембранного пузырька в среду, окружающую клетку.

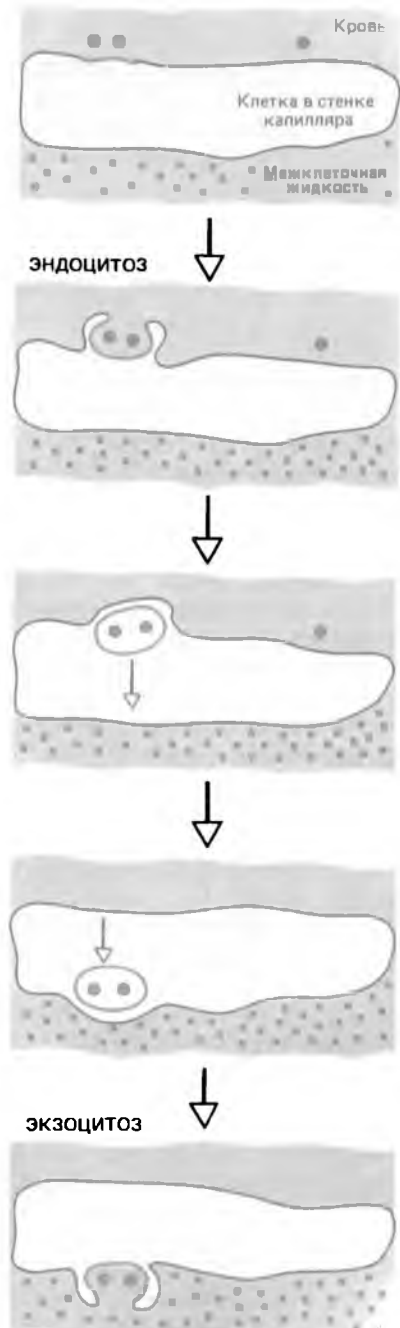


Рис. 10.13. Схема, показывающая, как крупные молекулы попадают из крови в межклеточную жидкость. Клетки в стенках капилляров (мельчайших кровеносных сосудов) поглощают вещества, находящиеся в крови (синие кружки), путем эндоцитоза. Затем мембранный пузырек проходит небольшое расстояние, отделяющее одну сторону клетки от другой, и путем экзоцитоза изливает свое содержимое в межклеточную жидкость.

10.4. Судьба веществ, поступающих в цитоплазму

Что происходит с веществами после того, как они пройдут через клеточную мембрану и окажутся в цитоплазме? Попад внутрь клетки, малые молекулы, такие, как жирные кислоты, аминокислоты, кислород или сахара, растворяются в цитоплазме и могут теперь поступать в различные клеточные органеллы.

Некоторые клетки поглощают пищу путем эндоцитоза (фагоцитоза): выросты клеточной мембраны окружают частицу пищи, после чего участок мембраны с заключенной в нем частицей отделяется от остальной мембраны, так что частица оказывается внутри цитоплазмы в мембранном пузырьке (рис. 10.14). Эта *пищеварительная вакуоль* сливается с другим мембранным мешочком — с органеллой, содержащей пищеварительные ферменты, которая носит название *лизосомы*. Ферменты переваривают пищу, расщепляя питательные вещества до малых молекул, которые затем проходят через мембрану и попадают в цитоплазму. Иногда лизосомы переваривают отслужившие или поврежденные органеллы, а в некоторых случаях — и сами клетки. Когда, например, головастики превращаются в лягушку, лизосомы, находящиеся в клетках его хвоста, переваривают эти клетки: хвост исчезает, а образовавшиеся во время этого процесса вещества всасываются и используются другими клетками тела.

Часть питательных веществ клетки расщепляется в процессе *клеточного дыхания*, поставляя таким образом энергию, необходимую для разного рода клеточной активности. Протекает этот процесс в органеллах, называемых *митохондриями*. Митохондрия состоит из двух мембран: наружной, отделяющей органеллу от цитоплазмы, и внутренней, образующей многочисленные складки (рис. 10.15). В гл. 15 мы рассмотрим структуру митохондрий более подробно и выясним, как она связана с их дыхательной функцией. Главным продук-

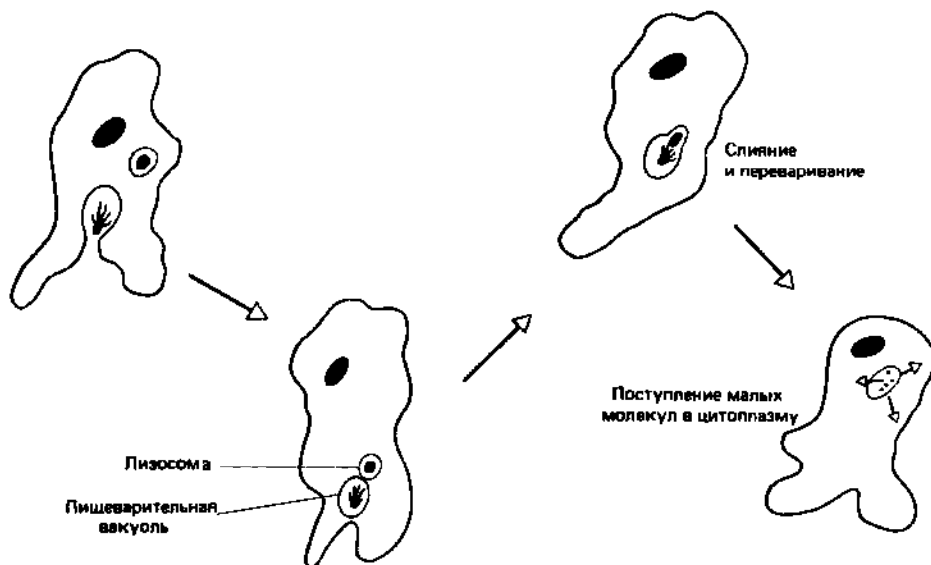


Рис. 10.14. Амеба захватывает свою добычу, и в клетке образуется пищеварительная вакуоль. Эта вакуоль сливается с лизосомой, со-

державшей ферменты, которые переваривают добычу. Малые молекулы, образовавшиеся при переваривании, поступают в цитоплазму.

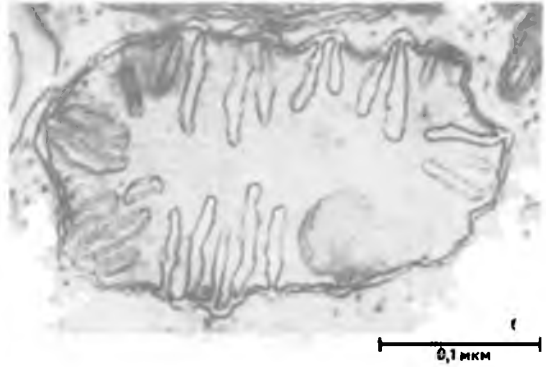


Рис. 10.15. Митохондрия. Видна наружная мембрана, окружающая всю органеллу, и внутренняя, образующая глубокие складки. (Biophoto Associates.)

том дыхания является АТФ. Он покидает митохондрии и используется в качестве источника энергии для многих химических реакций в цитоплазме и в клеточной мембране. Клетки, расходующие много энергии, например мышечные клетки животных или клетки растущего кончика корня у растений, содержат много митохондрий. В одной клетке печени их число может достигать 2500.

Молекулы сахаров, не требующиеся для дыхания, могут запасаться в клетке. Клетки печени и мышечные клетки запасают глюкозу в виде полисахарида гликогена; в растительных клетках глюкоза запасается в форме другого полисахарида – крахмала. Избыточные липиды либо расщепляются, после чего продукты их расщепления поступают в митохондрии в качестве субстрата для дыхания, либо отлагаются про запас в цитоплазме в виде *жировых капель*.

Из поступающих в клетку аминокислот строятся белки. Синтез белка происходит в органеллах, называемых *рибосомами* (рис. 10.16). Каждая рибосома состоит из двух субчастиц – большой и малой; в состав обеих субчастиц входят белковые молекулы и молекулы РНК. Подробно функция рибосом обсуждается в гл. 15.

Рибосомы часто бывают прикреплены к особой системе мембран, состоящей из цистерн и пузырьков, – к так называемому *эндоплазматическому ретикулуму* (ЭР); в клетках, вырабатывающих много белка, эндоплазматический ретикулум часто развит очень хорошо и весь усеян рибосомами (рис. 10.16). Некоторые ферменты эффективны лишь в том случае, если они прикреплены к мембране. Здесь находится большая часть ферментов, участвующих в синтезе липидов. Таким образом, эндоплазматический ретикулум – это как бы своего рода «рабочий стол» клетки. Кроме того, ЭР делит цитоплазму на отдельные отсеки, или *компартменты*, т.е. разобщает различные химические процессы, одновременно протекающие в цитоплазме, и тем самым снижает вероятность того, что эти процессы будут мешать друг другу.

Часто образуемые данной клеткой продукты используются вне этой клетки. Так, многие пищеварительные ферменты вырабатываются клетками поджелудочной железы, но поступают в тонкий кишечник. В подобных случаях синтезированные на рибосомах белки проходят через мембраны эндоплазматического ретикулума и упаковываются в формирующиеся вокруг них мембранные пузырьки, которые затем отшнуровываются от ЭР. Эти пузырьки, уплощаясь и накладываясь друг на друга, как блины в стопке, образуют характерную структуру, называемую *комплексом Гольджи*, или *аппаратом*

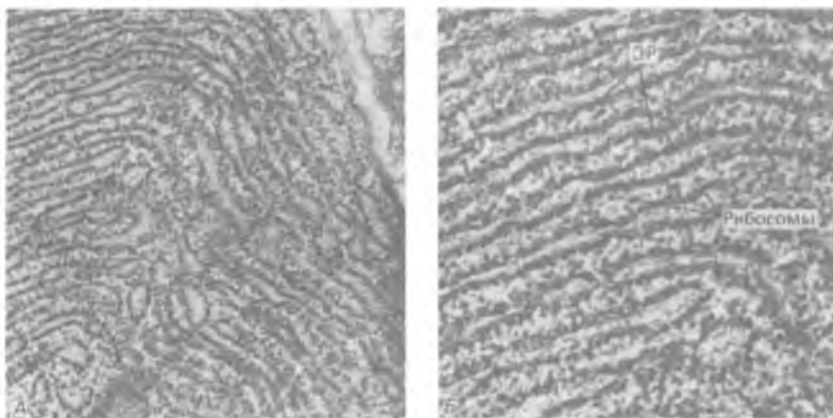


Рис. 10.16. Эндоплазматический ретикулум (ЭР) и прикрепленные к нему многочисленные рибосомы. А. Клетка поджелудочной железы

мышы. Б. Та же клетка при большем увеличении.

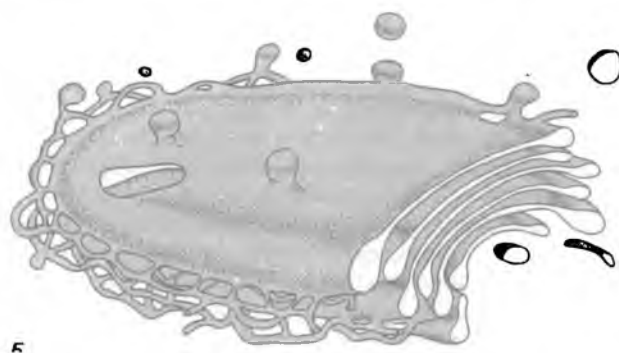
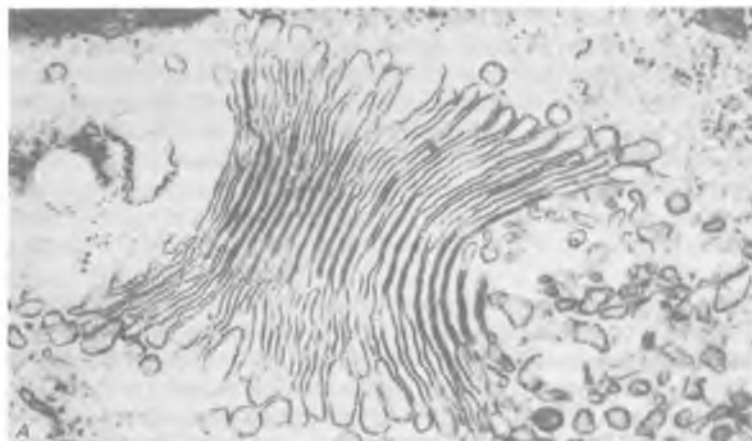


Рис. 10.17. А. Аппарат Гольджи в клетке простейшего *Euglena*. Б. Схематическое трехмерное изображение аппарата Гольджи. Правый его конец представлен в разрезе, чтобы показать характерную структуру, выявляемую в электронном микроскопе так, как это видно на рис. А. (Biophoto Associates.)

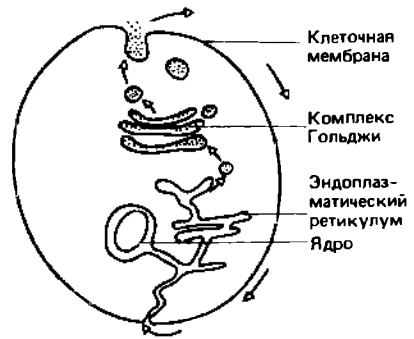


Рис. 10.18. Возможные пути перемещения мембранного материала через клетку и вокруг нее.

Гольджи (рис. 10.17). За время своего пребывания в аппарате Гольджи белки претерпевают определенные изменения. Когда для них наступает время покинуть клетку, мембранные пузырьки сливаются с клеточной мембраной и опорожняются, изливая свое содержимое наружу, т.е. секреция происходит путем экзоцитоза (см. рис. 10.5).

В аппарате Гольджи образуются также лизосомы—уже упоминавшиеся нами мембранные мешочки, содержащие пищеварительные ферменты. Выяснение того, как клетка производит, упаковывает и экспортирует некоторые белки, а также как она «узнает», какие белки ей следует сохранять для себя, составляет один из увлекательнейших разделов современной цитологии.

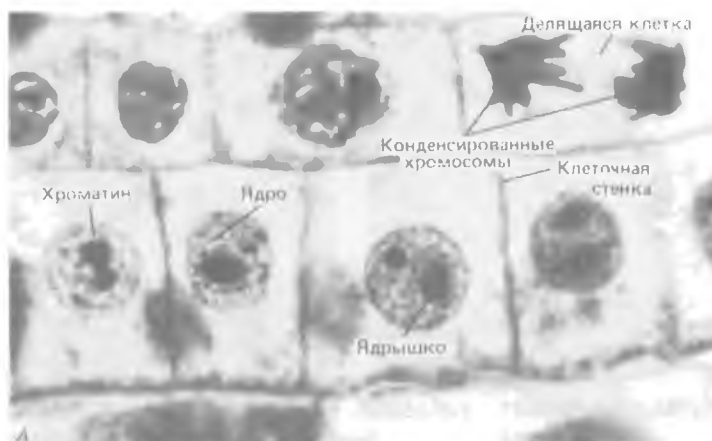
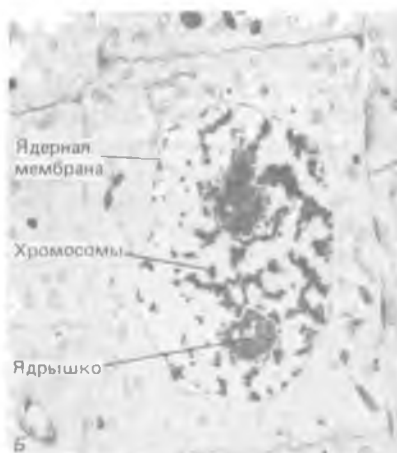
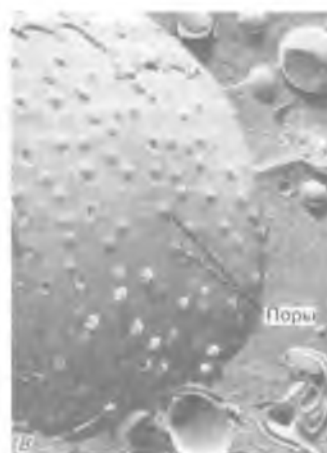
Мембраны любой клетки непрерывно перемещаются и видоизменяются. Мембраны ЭР медленно перемещаются по клетке. Отдельные участки этих мембран отделяются и образуют пузырьки, которые на время становятся частью аппарата Гольджи, а затем, в процессе экзоцитоза, сливаются с клеточной мембраной. Позже мембранный материал возвращается в цитоплазму, где он используется вновь (рис. 10.18).

10.5. Клеточное ядро

Когда мы рассматриваем живую клетку под микроскопом, то прежде всего обращаем внимание на ее **ядро**; в растительной клетке оно обычно не столь заметно, но и здесь при надлежащем окрашивании оно видно достаточно хорошо. В ядре находится ДНК—генетический материал клетки, объединенный с большим количеством белка в структуры, называемые *хромосомами*. Непосредственно перед делением ядра и во время его деления, предшествующего делению самой клетки, хромосомы имеют вид коротких палочек (рис. 10.19, А). В промежутках между делениями ядра хромосомы раскручиваются и их вещество распределяется по всей клетке в виде рыхлой массы.

Хромосомная ДНК управляет образованием молекул РНК, которые выходят из ядра в цитоплазму, где они участвуют в синтезе белков. Часть РНК становится компонентом рибосом; эта РНК образуется в одном или нескольких участках ядра, окрашивающихся более интенсивно, в так называемом *ядрышке* (или *ядрышках*) (рис. 10.19).

Другой вид синтезируемой в ядре РНК несет в себе информацию, определяющую аминокислотную последовательность белков. В ДНК любой клетки содержится информация для синтеза всех белков, необходимых организму, но каждая данная клетка образует лишь часть этих белков. Кроме того, в некоторых клетках набор синтезируемых белков время от времени меняется. Итак,

А
Срез корня лукаБ
Клетка из корня ячменя

Клетка почки свиньи

Рис. 10.19. Ядра и хромосомы. А. Срез корня лука. В одной из клеток ядро делится: в ней хромосомы уплотнены и имеют вид палочек. В ядрах остальных клеток о существовании хромосом напоминают лишь многочисленные мелкие точки. Более крупные темные участки – это ядрышки. Б. Электронная микрофотография неделящейся клетки корня ячменя, в которой видны хромосомы и ядрышки. В. Часть клеточ-

ного ядра, сфотографированного таким образом, чтобы были видны поры в ядерной мембране. Скол на этом препарате проходит так, чтобы можно было видеть двуслойную оболочку ядра. Клетка взята из почки свиньи. Эти три микрофотографии получены с помощью трех разных микроскопов: А – светового, Б – трансмиссионного электронного и В – сканирующего электронного. (Biophoto Associates.)

ядро следует считать регуляторным центром клетки, поскольку образуемая им РНК определяет, какие именно белки будут синтезироваться на рибосомах в цитоплазме. Впрочем, эта регуляция двусторонняя: вещества из цитоплазмы поступают в ядро и влияют на ДНК таким образом, чтобы здесь начался или, напротив, прекратился синтез или же экспорт определенных видов РНК, так что характер этого процесса в конечном счете зависит от химического состава цитоплазмы в данный момент.

Ядро окружено двойной мембраной – так называемой *ядерной мембраной*, или *ядерной оболочкой*. Эта ядерная мембрана пронизана сравнительно крупными порами, через которые из ядра в цитоплазму или обратно могут переходить довольно крупные частицы, например субчастицы рибосом (рис. 10.19, В).

10.6. Чем растительная клетка отличается от животной?

Все упомянутые выше органеллы встречаются хотя бы в некоторых растительных и животных клетках, потому что всякая клетка нуждается в них для того, чтобы выжить в течение достаточно длительного времени. Однако на препарате, происхождение которого нам неизвестно, мы всегда отличим растительную клетку от животной по следующим признакам:

1. *Наличие клеточной стенки.* Растительная клетка окружена толстой *клеточной стенкой*, лежащей снаружи от клеточной мембраны. Благодаря клеточной стенке каждая отдельная клетка сохраняет свою форму, стенки же соседних клеток сцементированы *пектинами*. Клеточная стенка построена из целлюлозы и из других волокон; она достаточно пористая, чтобы легко пропускать воду и прочие малые молекулы, достаточно жесткая, чтобы придавать телу растения определенную структуру и обеспечивать ему опору, и вместе с тем достаточно гибкая, чтобы растение под напором ветра гнулось, но не ломалось (рис. 10.20). Стенки многих клеток, особенно у древесных пород, содержат вещества, повышающие прочность целлюлозы. У высших растений целлюлоза образуется в основном на поверхности клеточной мембраны; при этом могут использоваться материалы, поставляемые комплексом Гольджи.

2. *Наличие пластид.* Пластиды встречаются только в растительных клетках. Эти органеллы окружены двойной мембраной, отделяющей их от цито-



Рис. 10.20. Целлюлозные волокна в стенке растительной клетки. (Biophoto Associates.)

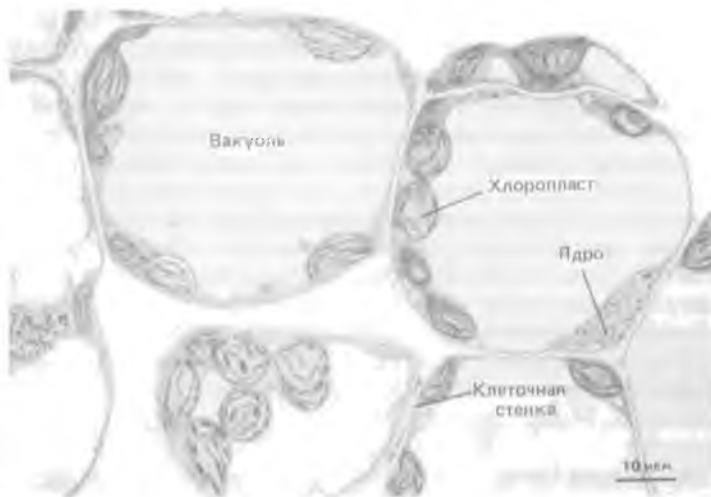


Рис. 10.21. Клетки листа шпината при малом увеличении электронного микроскопа. (Biophoto Associates.)

плазмы, и имеют, кроме того, внутреннюю систему мембран (см. гл. 11). Из пластид наиболее широко распространены зеленые *хлоропласты*—структуры, от которых зависит зеленая окраска многих растительных клеток (рис. 10.21). В хлоропластах находится зеленый пигмент *хлорофилл*, необходимый для фотосинтеза. Во многих растительных клетках присутствуют другие типы пластид, в том числе пластиды, содержащие красные, желтые и оранжевые пигменты; именно они придают многим цветкам, плодам и осенним листьям свойственную им окраску. В бесцветных пластидах запасаются крахмал или масла; таких пластид особенно много в клубнях, в корнях и семенах.

3. *Наличие крупных вакуолей.* Вакуолью называют мембранный мешочек, содержащий более или менее прозрачную жидкость (рис. 10.21). Вакуоли имеются не только в растительных, но и в животных клетках, однако в растительных клетках они особенно заметны благодаря своим крупным размерам. Такие вакуоли обычно занимают большую часть растительной клетки, а ядро, хлоропласты, митохондрии и прочие находящиеся в цитоплазме органеллы оттеснены к периферии.

В центральной вакуоле растительной клетки могут накапливаться красные, синие и пурпурные пигменты, молекулы питательных веществ, соли и другие соединения. Вакуоль—подходящее место и для хранения ядовитых веществ; находясь здесь, они не могут нанести вред цитоплазме или каким-либо органеллам. Например, у некоторых акаций в вакуолях содержатся цианиды. До тех пор пока они остаются в интактных вакуолях, эти цианиды растению не вредят. Если, однако, какое-нибудь животное начнет ципать его листья, то клетки разрушатся, цианид выделится из разорванных вакуолей и животное отравится. (Самому растению урон от этого выделившегося цианида невелик, так как клетки его все равно уже будут разрушены.)

10.7. Движение

Все в живой клетке пребывает в непрерывном движении. В клетках водорослей зеленые хлоропласты, увлекаемые током цитоплазмы, кружат вокруг центральной вакуоли. Амеба меняет свою форму по мере того, как ее цитоплазма, перетекая из одного места в другое, то образует псевдоподии, то вновь убирает их. Изолированная клетка сердечной мышцы на предметном стекле под микроскопом ритмически сокращается несколько раз в минуту; она также образует длинные выросты и постепенно перемещается по стеклу.

Двигательная активность клетки изучена пока плохо, но совершенствование методов электронной микроскопии дает нам теперь возможность выявить очень тонкие структуры, которые при прежних методах исследования разрушались (рис. 10.22). Для разнообразной двигательной активности клетки необходимы два типа структур—микротрубочки и микрофиламенты.

Микротрубочки—это длинные тонкие структуры. В клетке при необходимости может происходить их сборка из белковых субъединиц, всегда имеющих в цитоплазме, а затем вновь разрушение до субъединиц, пригодных для реутилизации. Микротрубочки образуют в растительных и животных клетках внутренний каркас, помогающий клеткам сохранять форму; кроме того, они служат направляющими при перемещении различных органелл.

Микротрубочки имеются также в *ресничках* и *жгутиках*, т. е. в нитевидных выростах клеточной поверхности. Реснички обычно короче жгутиков и более многочисленны, но с помощью электронного микроскопа удалось выявить в тех и других некую общую основную структуру: девять пар микротрубочек,



Рис. 10.22. Микротрубочки и микрофиламенты в нервной клетке цыпленка. (Norman Wessells.)

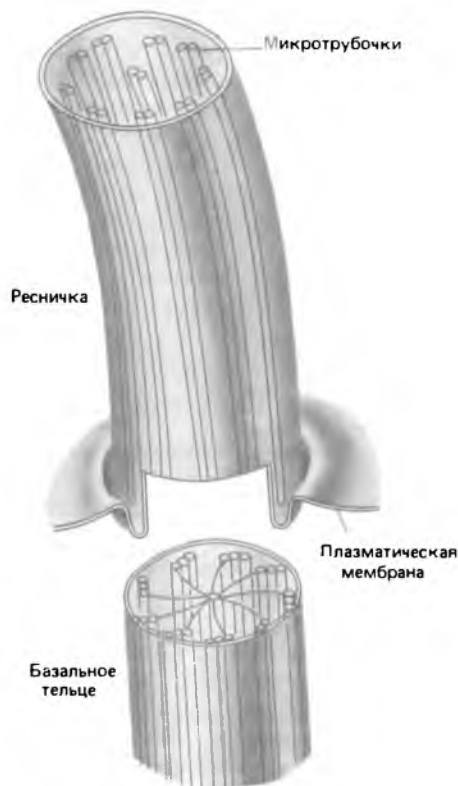


Рис. 10.23. Часть реснички вместе с базальным тельцем.

расположенных кольцом, две одиночные микротрубочки в центре этого кольца и базальное тельце в его основании (рис. 10.23). Реснички служат некоторым мелким организмам для передвижения в жидкой среде или создают у поверхности некоторых клеток ток жидкости, увлекающий с собой различные частицы. Так, реснички клеток эпителия, выстилающего дыхательные пути, очищают проходящий по этим путям воздух от слизи и частичек пыли. Жгутики имеются у многих одноклеточных организмов, а также у сперматозоидов.

Микрофиламенты представляют собой белковые волокна, еще более тонкие, чем микротрубочки (рис. 10.22). Они, возможно, способствуют току цитоплазмы в упомянутых выше клетках водорослей или передвижению амебы. Подобно микротрубочкам, микрофиламенты могут в зависимости от условий в клетке существовать либо в виде субъединиц, либо в собранном виде, как филаменты (волоконца).

10.8. Взаимодействия и контакты между клетками

Для того чтобы организм мог нормально функционировать, активность его клеток должна как-то координироваться. Коммуникации между клетками осуществляются либо при помощи веществ-посредников (например, гормонов), проходящих через межклеточную жидкость, либо путем непосредственной передачи тех или иных веществ от одних клеток другим.

Существует несколько способов связи между клетками. Например, цитоплазма соседних растительных клеток связана между собой тонкими трубчатыми каналами, которые называются *плазмодесмами* (рис. 10.24). Аналогичные связи в животных клетках называются *щелевыми контактами*, или *десмосомами* (см. рис. 10.5). Поскольку поры связывают между собой цитоплазмы двух соседних клеток, малые ионы и молекулы могут переходить из одной клетки в другую через щелевые контакты, не проходя через клеточные мембраны. Щелевые контакты были обнаружены между клетками эмбрионов на ранних стадиях развития (роль их в этом случае не вполне ясна). В нервной системе млекопитающих контакты между клетками осуществляются при помощи особых структур, называемых *синапсами*, которые будут подробно рассмотрены в гл. 23.

10.9. Прокариотические клетки

До появления электронного микроскопа биологи полагали, что все клетки — это лишь вариации одного и того же основного типа. Клетки растений, животных и протистов достаточно велики, и световой микроскоп позволял ви-

Таблица 10.3. Признаки, общие для всех эукариотических клеток

Структура	Функция	Состав
Клеточная мембрана	Окружает клеточное содержимое; через нее происходит обмен веществами со средой	Двойной слой липидов с белками и гликопротеинами
Ядро	Содержит хромосомы (и ядрышки)	Две мембраны, окружающие хромосомы
Хромосомы	Несут генетическую информацию	ДНК и белки
Ядрышки	Синтез РНК для рибосом	ДНК и ферменты, синтезирующие РНК
Митохондрии	Дыхание (извлечение энергии из питательных веществ)	Две мембраны, белки, ДНК, митохондриальные рибосомы
Рибосомы	Синтез белка в цитоплазме, митохондриях, хлоропластах	РНК и белки
Эндоплазматический ретикулум	Служит местом прикрепления рибосом и ферментов биосинтеза липидов; делит цитоплазму на отдельные компартменты	Мембраны
Аппарат Гольджи	Подготовка и упаковка клеточных продуктов на экспорт; образование лизосом	Мембраны
Лизосомы	Переваривание питательных веществ и клеточных компонентов, отслуживших свой срок	Мембраны; пищеварительные ферменты
Клеточная стенка	Служит наружной опорой растительной клетке; защищает клетку	Целлюлозные волокна (основной компонент)
Пластиды	Фотосинтез (хлоропласты); запасание питательных веществ	Мембраны, пигменты, ферменты, ДНК, рибосомы
Вакуоли	Запасание жидкости, питательных веществ, пигментов и т.п.	Мембрана с различным содержанием
Микротрубочки, микрофиламенты	Внутриклеточное движение; сохранение формы клетки	Белок
Реснички, жгутики	Перемещение клеток или создание тока жидкости у поверхности клетки	Микротрубочки, покрытые клеточной мембраной

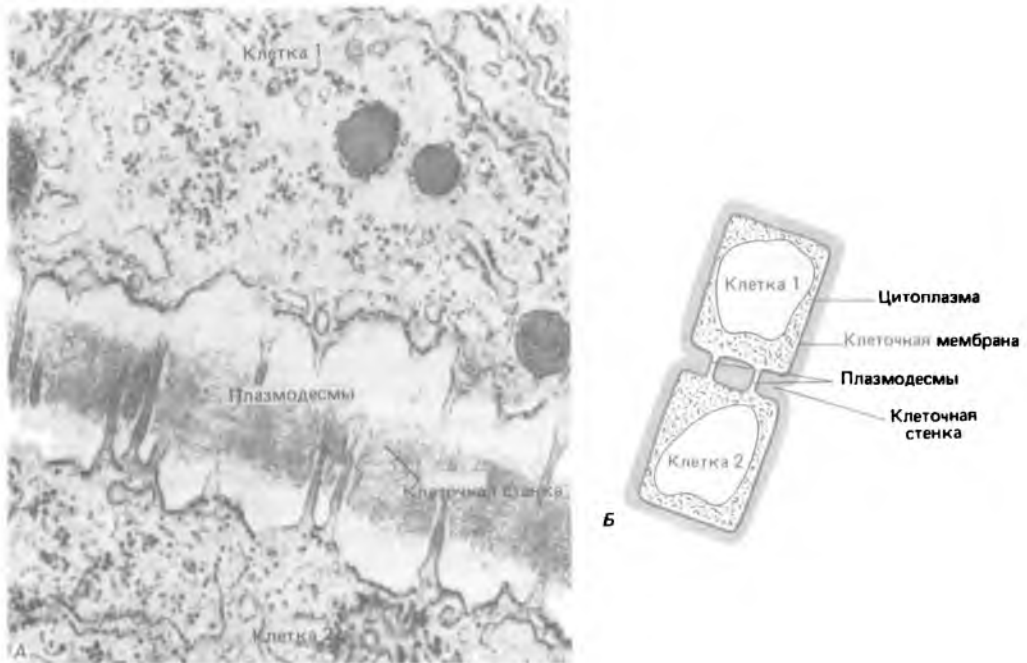


Рис. 10.24. Плазмодесмы, соединяющие две растительные клетки. **А.** Электронная микрофотография. **Б.** Схема, показывающая, что клеточные мембраны и цитоплазмы двух соседних

клеток составляют единое целое благодаря каналам, имеющимся в клеточных стенках. (A – Biophoto Associates.)

Таблица 10.4. Сравнение эукариотических и прокариотических клеток

Структура	Эукариотическая клетка	Прокариотическая клетка
Клеточная стенка	Отсутствует у животных; имеется у растений	Имеется (отличается по химическому составу от клеточной стенки растений)
Клеточная мембрана	Имеется	Имеется
Ядро	Окружено мембраной	Имеется нуклеарная область (нуклеоид), мембраной не окруженная
Хромосомы	Линейные; содержат белок	Кольцевые; содержат мало белка
Эндоплазматический ретикулум	Обычно имеется	Отсутствует
Рибосомы	Имеются	Имеются (отличаются от рибосом эукариот)
Комплекс Гольджи	Имеется	Отсутствует
Лизосомы	Имеются во многих клетках	Отсутствуют
Митохондрии	Имеются	Отсутствуют
Вакуоли	Имеются у большей части растительных клеток и у некоторых животных клеток	Отсутствуют
Реснички и жгутики	Имеются у всех организмов, за исключением высших растений	У некоторых бактерий имеются жгутики иного строения



Рис. 10.25. Прокариотические клетки. Две палочковидные бактерии, от которых отходят нитевидные выросты («пили»); при помощи этих выростов бактерии прикрепляются к какому-нибудь подходящему предмету в окружающей среде. (Biophoto Associates.)



Рис. 10.26. Делящаяся бактериальная клетка. Обратите внимание на мезосому и нуклеарную область.

деть, что в них содержится много сходных органелл (табл. 10.3). А в очень мелких бактериальных клетках разглядеть внутреннюю структуру в то время вообще не представлялось возможным.

Электронный микроскоп выявил фундаментальные различия между строением бактерий и тех клеток, о которых мы до сих пор говорили (табл. 10.4). Выше мы рассмотрели так называемые *эукариотические* клетки; предполагается, что они возникли в процессе эволюции позднее, чем *прокариотические* бактериальные клетки (рис. 10.25).

Прокариотическим клеткам присущи все важнейшие жизненные функции, но у них нет окруженных мембраной органелл, имеющих в эукариотических клетках, а именно митохондрий, эндоплазматического ретикулума, хлоропластов, лизосом и комплексов Гольджи. Самое же важное их отличие заключается в том, что у них нет и окруженного мембраной ядра (рис. 10.26). Именно этот признак является решающим при делении клеток на прокариотические и эукариотические. Греческое слово «карион» означает «ядро»; таким образом, «прокариотические» («про» — до) означает «доядерные», а «эукариотические» («эу» — хорошо) — «с настоящим ядром». Прокариотическая ДНК представлена одной свернутой кольцевой молекулой, занимающей так называемую *нуклеарную область*. В отличие от ДНК, содержащейся в хромосомах эукариот, ДНК прокариот связана лишь с очень небольшим количеством белка.

Рибосомы в прокариотических клетках имеются, но они здесь мельче, чем в цитоплазме эукариотических клеток.

У прокариотических клеток имеются клеточные стенки и клеточные мембраны, однако из внутренних мембран у них обычно есть только *мезосома*, прикрепленная к клеточной мембране. Функция ее пока не очень ясна. Ей приписывают разные роли; высказывались предположения, что она принимает участие в синтезе материала для новой клеточной стенки и клеточной мембраны после деления клетки, в дупликации ДНК перед клеточным делением или в клеточном дыхании. У фотосинтезирующих бактерий имеются и другие

мембраны, которые содержат молекулы, необходимые для фотосинтеза; однако в отличие от фотосинтетических мембран эукариотических растительных клеток эти мембраны не заключены в хлоропласты.

10.10. Клеточное деление

Все новые клетки возникают в результате деления уже существующих клеток надвое. Если делится одноклеточный организм, то из старого организма образуются два новых. Многоклеточный организм начинает свое развитие с одной-единственной клетки; все его многочисленные клетки образуются затем путем многократных клеточных делений. Эти деления продолжают в течение всей жизни многоклеточного организма, по мере его развития и роста в процессах репарации, регенерации или замещения отслуживших клеток новыми. Когда, например, клетки неба отмирают и слущиваются, их замещают другие клетки, образовавшиеся путем деления клеток в глубже лежащих слоях (см. рис. 10.4).

Новообразованные клетки обычно становятся способными к делению лишь после некоторого периода роста. Кроме того, делению должно предшествовать удвоение клеточных органелл; в противном случае в дочерние¹ клетки попадало бы все меньше и меньше органелл. Некоторые органеллы, например хлоропласты и митохондрии, сами воспроизводятся делением надвое; клетке достаточно иметь хотя бы одну такую органеллу, чтобы затем образовывать их столько, сколько ей требуется. Каждой клетке необходимо также иметь вначале какое-то количество рибосом, чтобы использовать их для синтеза белков, из которых затем можно построить новые рибосомы, эндоплазматический ретикулум и многие другие органеллы.

Перед началом клеточного деления ДНК клетки должна реплицироваться (дублироваться) с очень высокой точностью, поскольку ДНК несет в себе информацию, необходимую клетке для синтеза белков. Если какая-нибудь дочерняя клетка не унаследует полный набор таких заключенных в ДНК инструкций, то она может оказаться не в состоянии синтезировать все те белки, которые могут ей потребоваться. Чтобы этого не случилось, ДНК должна реплицироваться и каждая дочерняя клетка при клеточном делении должна получить ее копию. (Процесс репликации описан в разд. 14.3.)

Клеточное деление у прокариот. Бактериальная клетка содержит только одну молекулу ДНК, прикрепленную к клеточной мембране. Перед делением клетки бактериальная ДНК реплицируется, образуя две идентичные молекулы ДНК, каждая из которых тоже прикреплена к клеточной мембране. Когда клетка делится, клеточная мембрана вырастает между этими двумя молекулами ДНК, так что в конечном счете в каждой дочерней клетке оказывается по одной молекуле ДНК (рис. 10.26 и 10.27).

Клеточное деление у эукариот. Для клеток эукариот проблема деления оказывается гораздо более сложной, поскольку хромосом у них много и хро-

¹ При описании клеточного деления принято пользоваться некоторыми «женскими» терминами: «материнский», «дочерний», «сестринский». Это вовсе не означает, что структуры, о которых идет речь, являются женскими, а не мужскими. Поскольку роль женского начала в размножении обычно больше мужского, авторам этой терминологии, вероятно, казалось естественным выразить взаимоотношения структур именно с помощью «женских» слов. Возможно, какая-нибудь система без указаний на «половую принадлежность» была бы предпочтительнее, но мы пользуемся здесь привычной терминологией сознательно, имея в виду, что читатель может столкнуться с ней в других изданиях.

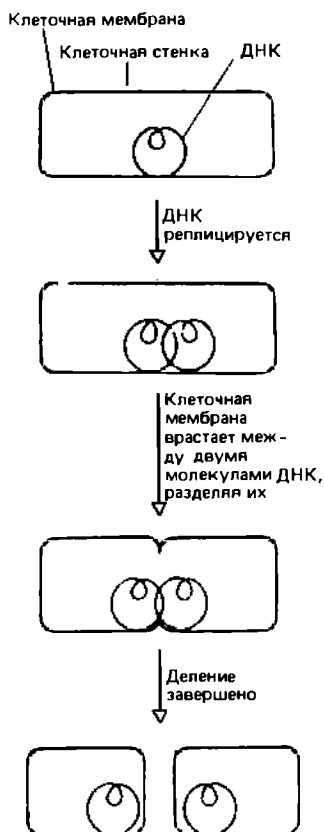


Рис. 10.27. Деление бактериальной клетки. ДНК реплицируется и расходуется по двум дочерним клеткам.

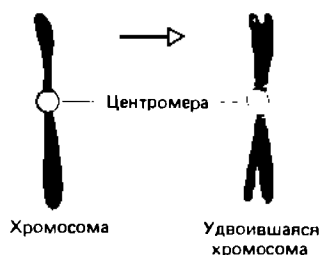


Рис. 10.28. Перед началом клеточного деления у эукариот каждая хромосома удваивается. Две ее идентичные копии остаются соединенными в области центromеры.

мосомы эти неидентичны. Соответственно более сложным должен быть и процесс деления, гарантирующий, что каждая дочерняя клетка получит полный набор хромосом. Этот процесс называется митозом.

Митоз — это деление ядра, приводящее к образованию двух дочерних ядер, в каждом из которых имеется точно такой же набор хромосом, как в родительском ядре. Поскольку за делением ядра обычно следует клеточное деление, термин «митоз» нередко употребляют в более широком смысле, имея в виду и сам митоз, и клеточное деление, которое за ним следует. Таинственный танец, исполняемый хромосомами при их разделении во время митоза на два идентичных набора, впервые наблюдался исследователями более ста лет назад, однако и до сих пор многое в этой фантастически точной хореографии хромосомных движений еще остается неясным.

Митозу должно предшествовать удвоение хромосом. Удвоившаяся хромосома состоит из двух одинаковых половинок, соединенных при помощи особой структуры, которую называют *центромерой* (рис. 10.28). Эти две половинки превращаются в обособленные хромосомы лишь к середине митоза, когда центромера делится и их уже больше ничто не связывает.

Удвоение хромосом происходит в *интерфазе*, т.е. в период между делениями. В это время вещество хромосом распределено по всему ядру в виде рыхлой массы (рис. 10.29). Между удвоением хромосом и началом митоза проходит обычно некоторое время.

**ИНТЕРФАЗА**

Хромосомы распределены по всему ядру в виде рыхлой массы. Ядро и ядрышко отчетливо видны



Микротрубочки

ПРОФАЗА

Видны удвоившиеся хромосомы. Ядро и ядерная мембрана исчезают. Появляются микротрубочки



Веретено

МЕТАФАЗА

Микротрубочки образуют митотическое веретено. Хромосомы перемещаются к экватору клетки

**АНАФАЗА**

Из каждой удвоившейся хромосомы образуются две отдельные хромосомы, расходящиеся к противоположным полюсам веретена

**ТЕЛОФАЗА**

Формируются два новых ядра. Обычно в это же время происходит и деление цитоплазмы

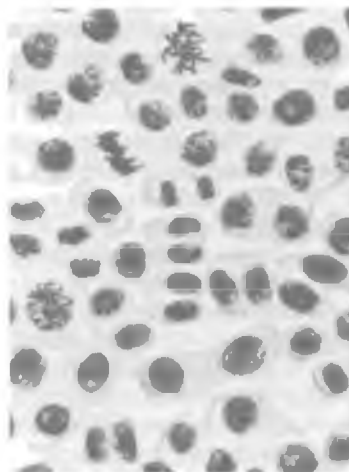


Рис. 10.29. Вид клетки в световом микроскопе во время интерфазы и четырех фаз митоза. На прямоугольнике справа – делящиеся клетки кончика корня лука. Попробуйте распознать здесь отдельные фазы митоза, руководствуясь помещенными слева рисунками. (Photo, Carolina Biological Supply Company.)

Митоз представляет собой непрерывную цепь событий, но, для того чтобы удобнее было его описывать, биологи делят этот процесс на четыре стадии в зависимости от того, как выглядят в это время хромосомы в световом микроскопе (рис. 10.29):

1. *Профаза* – стадия, на которой появляются первые указания на то, что ядро собирается приступить к митозу. Вместо рыхлой массы ДНК и белка в профазе становятся ясно видны нитевидные удвоившиеся хромосомы. Такая конденсация хромосом – весьма нелегкая задача: это примерно то же самое, что свернуть тонкую двухсотметровую нить так, чтобы ее можно было втиснуть в цилиндр диаметром 1 мм и длиной 8 мм. По большей части в профазе

ядрышко и ядерная мембрана исчезают и появляется сеть микротрубочек.

2. *Метафаза* – стадия подготовки к делению. Для нее характерно завершение образования *митотического веретена*, т.е. каркаса из микротрубочек. Каждая удвоившаяся хромосома прикрепляется к микротрубочке и направляется к середине веретена.

3. *Анафаза* – стадия, на которой центромеры, наконец, делятся и из каждой удвоившейся хромосомы образуются две отдельные, совершенно идентичные хромосомы. Разделившись, эти идентичные хромосомы движутся к противоположным концам, или полюсам, митотического веретена; однако, что именно приводит их в движение, пока неясно. В конце анафазы у каждого полюса находится полный набор хромосом.

4. *Телофаза* – последняя стадия митоза. Хромосомы начинают раскручиваться, снова превращаясь в рыхлую массу ДНК и белка. Вокруг каждого набора хромосом вновь появляется ядерная мембрана. Телофаза обычно сопровождается делением цитоплазмы, в результате которого образуются две клетки, каждая с одним ядром. В животных клетках клеточная мембрана пережимается посередине и в конце концов разрывается в этой точке, так что получаются две отдельные клетки. У растений в цитоплазме посередине клетки возникает перегородка, а затем каждая дочерняя клетка строит возле нее со своей стороны клеточную стенку.

При помощи факторов, нарушающих митоз, можно получать тетраплоидные клетки, т.е. клетки с числом хромосом, вдвое большим, чем в исходной (диплоидной) клетке. Одним из таких факторов является колхицин – вещество, экстрагируемое из безвременника (*Colchicum*). Колхицин связывается с белком микротрубочек и препятствует образованию веретена. Вследствие этого хромосомы не делятся на две группы, так что возникает ядро с удвоенным по сравнению с нормальным числом хромосом. Если обработать побег какого-нибудь растения колхицином, а затем дать этому растению зацвести и завязать семена, то получатся тетраплоидные семена. Тетраплоидные растения обычно крупнее и мощнее исходного родительского растения; многие сорта культурных растений – фрукты, овощи и цветы – это именно тетраплоиды, либо возникшие естественным путем, либо полученные искусственно.

Краткое содержание главы

Каждая клетка должна осуществлять все процессы, от которых зависит ее жизнь, т.е. поглощать пищу, извлекать из нее энергию, избавляться от отходов жизнедеятельности и, наконец, воспроизводить самое себя. В многоклеточном организме каждая клетка выполняет сверх того еще и некоторые специализированные функции, составляющие ее вклад в общую экономику организма как целого.

В эукариотических клетках имеются следующие важные структуры:

1. Клеточная мембрана, регулирующая поступление веществ в клетку и выход их из клетки; эта регуляция удерживает химический состав клеток в неких узких пределах, в которых только и возможна жизнь. Липидный слой мембраны пропускает сквозь себя молекулы, растворимые в липидах; часть мембранных белков помогает перемещаться в обоих направлениях многим полярным молекулам и ионам. Крупные частицы клетка поглощает путем эндоцитоза (фагоцитоза): мембрана окружает их, а затем вместе с захваченной частицей отщипывается, так что частица попадает в клетку, находясь в мембранном пузырьке. Многие клетки для выведения веществ наружу ис-

пользуют обратный процесс – экзоцитоз.

2. Ядро, содержащее генетический материал в форме ДНК хромосом. Участок ядра, где происходит образование субчастиц рибосом, называется ядрышком. Ядро окружено ядерной мембраной, в которой имеются довольно крупные поры.

3. Рибосомы, в которых происходит синтез белка.

4. Митохондрии – крупные сложные органеллы, создающие большую часть клеточного запаса энергии в форме молекул АТФ.

5. Лизосомы – мембранные мешочки с ферментами, переваривающими питательные вещества и различные клеточные структуры, отслужившие свой срок.

6. Эндоплазматический ретикулум, т.е. система мембран, делящая клетку на компартменты; на поверхностях этих мембран протекают многие химические реакции.

7. Комплекс Гольджи, представляющий собой стопку мембранных мешочков; в такие мешочки упаковываются белки и прочие материалы для выведения из клетки.

8. Клеточная стенка, состоящая главным образом из целлюлозных волокон. Эта пористая структура, примыкающая снаружи к клеточной мембране растительной клетки, несет защитные и опорные функции.

9. Пластиды, присутствующие в растительных клетках. Среди них важная роль принадлежит хлоропластам, осуществляющим фотосинтез.

10. Вакуоли, особенно крупные в растительных клетках.

11. Микротрубочки и микрофиламенты – структуры, обуславливающие движение клетки и клеточных органелл.

12. Реснички и жгутики – тонкие выросты, содержащие микротрубочки. С их помощью клетки перемещаются в жидкой среде или создают ток жидкости у своей поверхности.

У прокариотических бактериальных клеток также имеются клеточные стенки, клеточные мембраны, цитоплазма, рибосомы и ДНК. Внутренняя мембранная система у них обычно только одна – мезосома, но некоторые бактерии содержат и фотосинтетические мембраны.

В эукариотических клетках клеточному делению предшествует митоз, т.е. деление ядра, при котором два идентичных набора хромосом распределяются по двум дочерним ядрам.

Проверьте себя

1. Ниже справа перечислены различные клеточные структуры. Укажите, какие из названных слева функций или характеристик соответствуют каждой из этих структур:

1) место синтеза белка;	а) клеточная мембрана;
2) обеспечивают перемещение клетки в жидкой среде или создают ток жидкости у поверхности клеток;	б) клеточная стенка;
3) жесткий защитный покров некоторых клеток;	в) хлоропласт;
4) аппарат для экскреции клеточных продуктов;	г) реснички;
	д) эндоплазматический ретикулум;
	е) жгутики;
	ж) комплекс Гольджи;
	з) мезосома;
	и) митохондрия;

- 5) фотосинтез; к) ядро;
 6) большой компартмент растительной клетки, заполненный жидкостью; л) рибосома;
 7) внутренняя мембранная структура прокариотических клеток; м) вакуоль.
 8) регулирует поступление веществ в клетку и из клетки;
 9) участвует в клеточном дыхании;
 10) содержит генетический материал эукариотической клетки.
2. Укажите, в каких клетках встречается каждая из названных ниже структур – в животных, растительных, прокариотических или в клетках всех организмов.

Структура	Животные клетки	Растительные клетки	Прокариотические клетки	Клетки всех организмов
1. Рибосомы				
2. Нуклеарная область	—			
3. Клеточная стенка				
4. ДНК				
5. Митохондрии				

3. Чем следует пользоваться биологу при исследовании тонкой структуры поверхности клетки:
- а) световым микроскопом;
 - б) трансмиссионным электронным микроскопом;
 - в) сканирующим электронным микроскопом;
 - г) рентгеновским аппаратом.
4. Двое студентов оперируют лягушку. Они все время смачивают обнаженные внутренние органы лягушки солевым раствором, и тем не менее через некоторое время эти органы начинают сморщиваться. Заглянув в учебник, студенты обнаруживают, что концентрация солевого раствора взята неверно: 9% вместо нужных 0,9% (именно такая концентрация соли поддерживается в клетках лягушки):
- а) объясните, почему во время операции лягушка погибла;
 - б) какой процесс имел здесь место?
 - в) участвовали ли в этом процессе молекулы-переносчики?
5. Выведение веществ из клетки через комплекс Гольджи происходит в результате слияния мембранного мешочка с клеточной мембраной. Содержимое мешочка при этом изливается наружу. С каким процессом мы имеем здесь дело:
- а) экзоцитозом;
 - б) эндоцитозом;
 - в) активным транспортом;
 - г) облегченной диффузией?

6. Расположите перечисленные ниже события митоза в хронологическом порядке:
 - а) хромосомы конденсируются; ядерная оболочка исчезает;
 - б) образуется веретено;
 - в) хромосомы удваиваются;
 - г) хромосомы направляются к противоположным полюсам веретена;
 - д) хромосомы выстраиваются по экватору клетки;
 - е) цитоплазма делится.

Вопросы для обсуждения

1. Для каких целей можно применять сканирующий электронный микроскоп?
2. В световом микроскопе предел разрешения равен приблизительно 200 нм. Какие из структур, перечисленных в табл. 10.2, будут видны в световом микроскопе и какие можно рассмотреть только с помощью электронного микроскопа?
3. Цианистый водород (HCN) и окись углерода (CO) – яды, легко проникающие через клеточную мембрану. Можете ли вы предложить какое-нибудь объяснение тому факту, что ни одна клетка не выработала приспособлений, исключающих попадание в нее этих веществ?
4. Можно ли ожидать, что в клетках волосяного фолликула будет больше рибосом, чем в клетке жировой ткани? Почему?
5. Утверждают, что животные, такие, какими мы их знаем, не могли бы существовать, если бы их клетки имели стенки. Как это можно объяснить?
6. Почему клетке выгодно иметь в цитоплазме запас белковых субъединиц, из которых ведется сборка микротрубочек, а не строить эти субъединицы заново всякий раз, когда они бывают нужны для образования митотического веретена или каких-нибудь других структур?
7. Табачный дым подавляет активность ресничек эпителия, выстилающего верхние дыхательные пути. Почему это способствует усилению так называемого кашля курильщиков и развитию легочных заболеваний?

Очерк. Происхождение митохондрий и хлоропластов

Митохондрии и хлоропласты во многом сходны. И те и другие окружены наружной мембраной, отделяющей их от цитоплазмы (у хлоропластов наружная мембрана двойная), и содержат внутренние мембраны со сложной складчатостью. Имеются у них и свои собственные ДНК, РНК и рибосомы, так что по крайней мере часть своих белков они синтезируют сами. Наконец, и митохондрии и хлоропласты размножаются делением надвое.

Эти факты вместе с некоторыми другими породили интересную теорию, согласно которой хлоропласты и митохондрии возникли эволюционным путем из свободноживущих прокариотических клеток. Предполагается, что эти прокариоты поселились некогда в какой-то другой прокариотической клетке и такое их сожительство оказалось выгодным для обоих партнеров. В процессе эволюции клетка-хозяин претерпела другие изменения и превратилась

в конце концов в эукариотическую клетку. В пользу этой теории говорят следующие данные:

1. Некоторые прокариоты и в настоящее время способны расти в эукариотических клетках.

2. Пластиды и митохондрии сравнимы по величине с прокариотическими клетками.

3. Подобно прокариотам, пластиды и митохондрии содержат кольцевые молекулы ДНК, не связанные с белком.

4. Пластиды и митохондрии синтезируют по крайней мере какую-то часть своих собственных белков. Их рибосомы близки к прокариотическим рибосомам и по размерам, и по химическому составу.

5. Некоторые антибиотики блокируют синтез белка на рибосомах прокариот, митохондрий и пластид, но не подавляют его на рибосомах цитоплазмы эукариотических клеток.

6. Если лишить эукариотические клетки их митохондрий или пластид, то новые в них не появятся. По-видимому эти органеллы возникают только путем деления предсуществующих пластид или митохондрий.

Противники теории, утверждающей, что пластиды и митохондрии – это потомки прокариот, поглощенных некогда другими прокариотами, приводят такие аргументы:

1. Хотя белоксинтезирующий аппарат митохондрий напоминает таковой прокариот, он все же ему не идентичен.

2. Подобно хромосомам ядра и в отличие от ДНК прокариот гены митохондрий содержат иногда вставочные последовательности ДНК (см. разд. 15.3).

3. Митохондриям и пластидам необходимы белки, кодируемые генами ядерных хромосом. Следовательно, если эти органеллы были когда-то прокариотическими клетками, то часть их генов должна была переместиться в клеточное ядро.

4. Другие мембранные структуры, в частности ядерные мембраны и аппарат Гольджи, никак нельзя считать потомками некогда заглоченных клеткой прокариот; по-видимому, они возникли путем разрастания ранее существовавших мембран.

5. Нет ничего удивительного в том, что ДНК и рибосомы митохондрий и пластид напоминают ДНК и рибосомы прокариот. Прокариоты ведь были, по всей вероятности, предками эукариот. Просто в процессе эволюции цитоплазматические рибосомы и ядерная ДНК изменялись быстрее, а поэтому отошли от своих прокариотических предшественников дальше, нежели рибосомы и ДНК митохондрий и пластид.

Этот спор не может быть решен окончательно. Даже сторонники теории происхождения митохондрий и пластид от свободноживущих прокариот не в состоянии прийти к единому мнению относительно того, как эти прокариоты попали в свое время в первую эукариотическую клетку. Одни считают, что они поселились в ней как паразиты; другие высказывают предположение, что первая эукариотическая клетка возникла в результате слияния нескольких прокариотических клеток. Можно также допустить, что органеллы, о которых идет речь, в свое время попали в клетку как жертва, оказались устойчивыми к перевариванию, да так и остались жить в цитоплазме захватившей их клетки. Как бы то ни было, спор оказался плодотворным: он вызвал массу интересных работ по митохондриям и пластидам и дал возможность полнее изучить проблему «разделения труда» в эукариотических клетках.

Глава 11

Фотосинтез

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Объяснить, почему мы говорим, что энергию для всей жизни на Земле изначально предоставляет Солнце.
2. Рассказать о роли АТФ в энергетическом хозяйстве клетки.
3. Перечислить то, что было известно о фотосинтезе до начала XX в., и описать эксперименты, с помощью которых были получены эти сведения.
4. Описать или изобразить строение хлоропласта, а также указать или описать локализацию фотосинтетических пигментов, цепи переноса электронов, резервуара ионов водорода и, наконец, ферментов, осуществляющих синтез АТФ и фиксацию двуокиси углерода.
5. Назвать важнейшие фотосинтетические пигменты.
6. Назвать исходные вещества и конечные продукты реакций, вызываемых светом, и реакций фиксации углерода.
7. Объяснить, почему в процессе фотосинтеза используются двуокись углерода и вода, и указать, что служит источником побочного продукта фотосинтеза, т.е. кислорода.
8. Перечислить основные этапы реакций, вызываемых светом, и реакций фиксации углерода.

Молекулы находятся в непрерывном беспорядочном движении, а двигаясь, они сталкиваются друг с другом, отскакивают и устремляются уже в иных направлениях. Поэтому рано или поздно они распределяются в пространстве более или менее равномерно (разд. 10.3).

Живые организмы на первый взгляд не только не следуют этой общей тенденции к увеличению неупорядоченности, но действуют прямо противоположным образом: они увеличивают *упорядоченность* молекул внутри себя. Из гл. 10 мы знаем, что живой организм поддерживает постоянство своего химического состава, существенно отличающегося от состава окружающей среды, а если и допускает какие-то отклонения, то лишь в самых узких пределах. Кроме того организм увеличивает упорядоченность путем объединения простых молекул в более сложные, а также в результате роста, приводящего к уве-



Рис. 11.1. Энергия попадает в живые системы в результате синтеза питательных веществ растениями. Листья растений улавливают энергию солнечного света и запасают ее в молекулах пи-

тательных веществ. Затем растения используют эту энергию для своей жизнедеятельности, извлекая ее из питательных веществ в процессе дыхания.

личению количества вещества, которое переходит в организованное состояние и становится частью живой цитоплазмы. Организмы совершают все эти чудеса с помощью энергии, которая принуждает молекулы действовать вопреки их естественной тенденции к случайному распределению.

Откуда берется эта энергия? Организмы получают энергию, необходимую им для жизнедеятельности, главным образом из пищи. Некоторые организмы (растения) улавливают энергию солнечного света и запасают ее в виде химической энергии в молекулах питательных веществ, и все организмы расщепляют питательные вещества, чтобы высвободить энергию, в которой они нуждаются.

Эту главу мы начнем с обсуждения роли энергии в мире живого. Затем мы рассмотрим фотосинтез – процесс, посредством которого растения запасают энергию солнечного света в молекулах питательных веществ (рис. 11.1). Гл. 12 будет посвящена клеточному дыханию, т.е. процессу, посредством которого все организмы извлекают энергию, расщепляя питательные вещества.

11.1. Энергия и жизнь

Энергия существует в разнообразных формах: например, тепловая энергия, электрическая энергия, энергия солнечного света или химическая энергия, запасенная в питательных веществах или в горючем. Превращения энергии описываются законами *термодинамики*. Согласно первому закону термодинамики, энергия не исчезает и не возникает; она может только переходить из одной формы в другую. В электрической лампочке, например, электрическая энергия переходит в световую и тепловую. Если первый закон термодинамики утверждает, что мы не можем «выиграть», т.е. не можем создать энергию, то из второго закона следует, что мы даже не можем «остаться при своих»: всякий раз, когда энергия переходит из одной формы в другую, она утрачивает часть своей способности производить полезную работу – определенная доля энергии переходит в бесполезное тепло. Эта энергия, более уже не способная производить полезную работу, характеризуется величиной, которая получила название *энтропии*; при всяком превращении энергии энтропия возрастает.

Из второго закона термодинамики следует, что для выполнения любой работы требуется избыток энергии: часть энергии расходуется на саму работу, а часть – на неизбежное возрастание энтропии. Всем хорошо знаком такой пример, как сгорание горючей смеси в моторе автомобиля: часть высвобождающейся при этом энергии приводит в движение автомобиль, но значительная ее часть теряется – рассеивается через радиатор и выхлопную трубу, переходя в такую форму, которая не способна производить полезную работу.

Организмы используют энергию для многих целей: для активного транспорта веществ, для синтеза белков и других биомолекул, для мышечного сокращения и клеточного деления. Живым организмам необходим постоянный приток энергии как для осуществления всех этих процессов, так и для восполнения неизбежных потерь, связанных с возрастанием энтропии.

Источником энергии почти для всех этих видов активности служат питательные вещества – органические молекулы, в которых содержится химическая энергия, запасенная в связях между их атомами. При разрыве связей эта энергия может высвободиться. Обычно при этом она временно запасается в форме АТФ и в этой форме используется затем для выполнения различной работы в клетке.

11.2. АТФ

Нам уже приходилось упоминать о небольшом, но жизненно важном богатом энергией нуклеотиде – *аденозинтрифосфате*, или АТФ. Роль, которую играет АТФ в обмене энергии в клетке, можно сравнить с ролью денег в нашем хозяйстве. Клетка нуждается в АТФ точно так же, как мы с вами нуждаемся в наличных деньгах, чтобы расплатиться за все, что нам необходимо. Многие ферменты используют энергию АТФ для осуществления тех или иных химических реакций. С помощью АТФ клетка движется, вырабатывает тепло, избавляется от отходов, осуществляет активный транспорт, синтезирует новые белковые молекулы и делает многое другое. Располагая достаточным количеством АТФ, клетка может даже синтезировать питательные вещества, представляющие собой одну из форм запасенной энергии, своего рода сбережения, которые можно при необходимости вновь пустить в ход, превратив их в «разменную монету», т.е. в АТФ. И в самом деле, превращение энергии солнечного света в химическую энергию, запасенную в форме АТФ, является важным промежуточным этапом в процессе образования питательных веществ при фотосинтезе. АТФ, таким образом, занимает центральное положение в экономике живого, что можно представить в следующем виде:



При фотосинтезе происходит улавливание и запасание солнечной энергии в молекулах органических (питательных) веществ, а при дыхании – расщепление молекул питательных веществ с высвобождением заключенной в них энергии. В конечном итоге значение этих двух процессов определяется тем, что они поставляют энергию для синтеза АТФ – соединения, с участием которого в клетке выполняется большая часть работы.

В молекуле АТФ имеются две высокоэнергетические фосфатные связи (на рис. 11.2 они изображены волнистыми линиями). Во время их разрыва высвобождается гораздо больше энергии, чем при разрыве любых других кова-

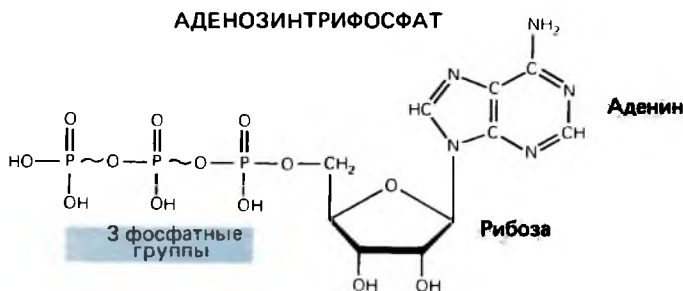
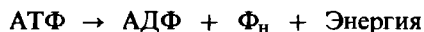


Рис. 11.2. Аденозинтрифосфат (АТФ). АТФ – это нуклеотид, состоящий из трех фосфатных групп, остатка сахара (рибозы) и остатка азотистого основания (аденина). При разрыве каждой из двух связей, обозначенных здесь цветными волнистыми линиями, выделяется много энер-

гии. Чаще всего при использовании энергии АТФ для осуществления каких-нибудь ферментативных реакций разрывается только одна такая связь – та, к которой присоединена конечная фосфатная группа.

лентных связей. Обычно клетка извлекает энергию из АТФ, отщепляя от его молекулы только одну концевую фосфатную группу. При этом образуется АДФ (аденозиндифосфат) и свободный неорганический фосфат (сокращенно Φ_n):



Для того чтобы снова образовался АТФ, АДФ и Φ_n должны вновь соединиться. Это, конечно, требует большего количества энергии, нежели выделилось при отщеплении фосфатной группы (рис. 11.3). Давно известно, что один из способов образования АТФ в клетке заключается в переносе высокоэнергетической фосфатной группы от какой-нибудь другой молекулы на АДФ (рис. 11.4). Однако большая часть клеточного АТФ образуется в результате процесса, открытого в шестидесятых годах и получившего название химио-осмоса.

Химио-осмос протекает в хлоропластах во время фотосинтеза и в митохондриях во время клеточного дыхания. В нем можно выделить два этапа:

1. Накопление энергии.
2. Использование этой энергии для синтеза АТФ.

Энергия, используемая при химио-осмосе, – это электрохимическая энергия, зависящая от присутствия ионов, т. е. частиц, которые несут электрические заряды. Противоположно заряженные частицы притягивают друг друга и пото-

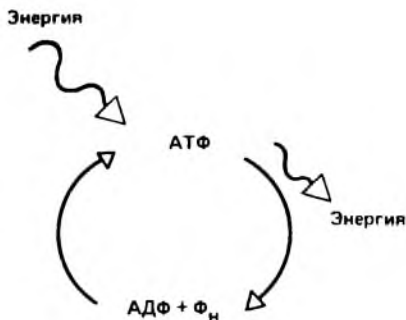


Рис. 11.3. Для образования АТФ из АДФ и Φ_n требуется энергия. В дальнейшем, при распаде АТФ, эта энергия высвобождается и может быть использована для выполнения работы в клетке. Однако в соответствии со вторым законом термодинамики на образование АТФ расходуется больше энергии, нежели высвобождается при его распаде.

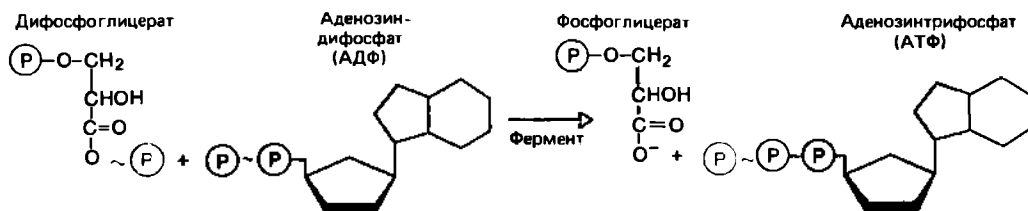
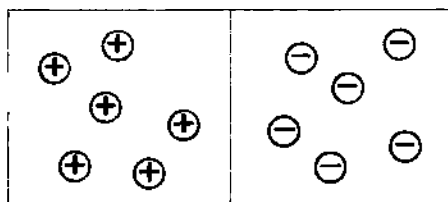


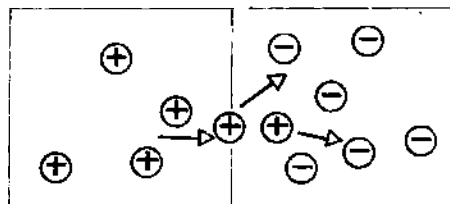
Рис. 11.4. Один из путей образования АТФ. Фермент переносит на АДФ фосфатную группу (обозначена буквой Р в кружке) от какой-нибудь другой молекулы, в результате чего образуется АТФ.

му движутся навстречу друг другу. Электрохимическая энергия будет накапливаться, если эти частицы разделены барьером, который не дает им сойтись:



Система, обладающая запасом электрохимической энергии

Эту электрохимическую энергию можно заставить производить работу, дав возможность частицам проходить сквозь барьер:



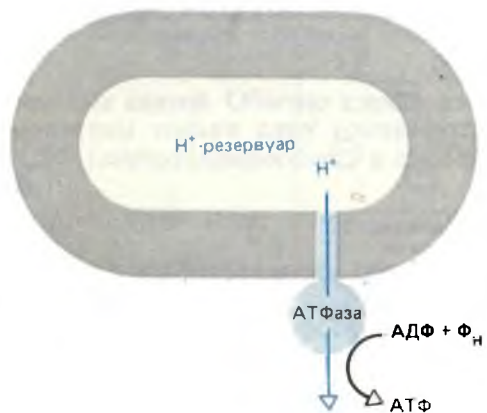
Электрический ток
(направленное движение заряженных частиц)

Так в общих чертах осуществляется химио-осмос. Барьером в хлоропластах и митохондриях служит мембрана, находящаяся внутри органеллы. Роль «горючего» выполняют атомы водорода, разделившиеся на два вида заряженных частиц: ионы водорода (H^+) и электроны (e^-). Ряд находящихся в мембране молекул, составляющих так называемую цепь переноса электронов, или *электронтранспортную цепь*, переносит электроны на другую сторону мембраны, не давая им вновь соединиться с ионами H^+ (рис. 11.5).

Реальный запас энергии определяется запасом кислого (H^+) раствора, который заключен в мембране, или « H^+ -резервуаром». Мембрана непроницаема для ионов H^+ , но в ней имеются каналы, по которым эти ионы могут проходить. С каналами связаны аденозинтрифосфатазы (АТФазы) — ферменты, катализирующие синтез АТФ. АТФамам для синтеза АТФ требуется энергия, и они получают эту необходимую им энергию (пока, правда, не вполне ясно, каким путем) именно вследствие утечки ионов H^+ из H^+ -резервуара через упомянутые каналы.



А. Накопление энергии путем разделения атомов водорода на H^+ и e^-



Б. Использование энергии H^+ -резервуара для синтеза АТФ

Рис. 11.5. Химно-осмос в хлоропласте. А. H^+ -резервуар, который используется для обеспечения энергией синтеза АТФ. Таким резервуаром должно служить пространство, окруженное мембраной, непроницаемой для ионов H^+ (показана серым). Электроны, отделившиеся от атомов водорода, проходят через мембрану по электронтранспортной цепи, а ионы H^+ остаются внутри. Ионы H^+ могут выйти наружу только через канал, связанный с АТФазой, т. е. с АТФ-синтезирующим ферментом, находящимся на наружной поверхности мембраны. Б. Поток ионов H^+ через канал служит источником энергии, которая необходима ферменту для того, чтобы синтезировать АТФ из АДФ и $Ф_n$.

Главное назначение митохондрий и хлоропластов состоит в пополнении H^+ -резервуара за счет разделения атомов водорода на ионы H^+ и электроны. В хлоропластах, как мы увидим в дальнейшем, источником необходимой для этого энергии служит в конечном счете свет. В митохондриях эта энергия поставляется молекулами питательных веществ (см. гл. 12).

11.3. Фотосинтез и дыхание

Жизнь на Земле в наше время в энергетическом смысле зависит в конечном счете от Солнца. При *фотосинтезе* солнечная энергия запасается в результате образования новых связей в молекулах синтезируемых питательных веществ. Исходными соединениями для фотосинтеза служат простые бедные энергией неорганические вещества — двуокись углерода и вода. Из этих простых соединений строятся более сложные богатые энергией питательные вещества. В качестве побочного продукта фотосинтеза образуется молекулярный кислород. Организмы, осуществляющие фотосинтез, принято называть *автотрофами* («самопитающимися»), поскольку для удовлетворения своих потребностей в энергии они не нуждаются в получении питательных ве-

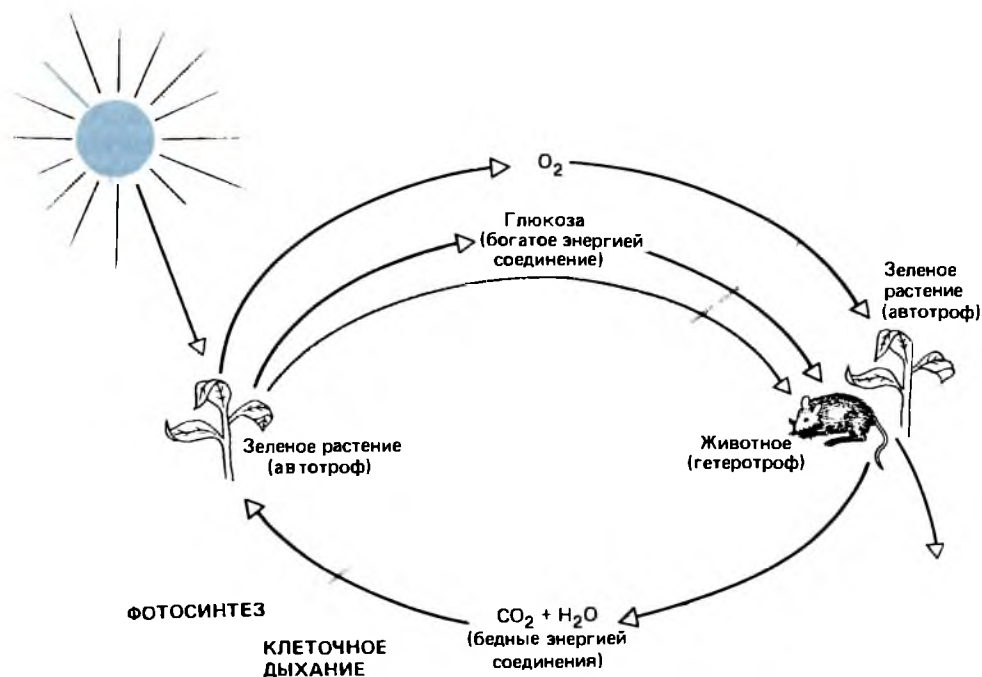


Рис. 11.6. Поток вещества (черные стрелки) и энергии (цветные стрелки) в биосфере. Зеленые растения улавливают лучистую энергию Солнца и используют ее для того, чтобы синтезировать из воды и двуокиси углерода питательные вещества, в первую очередь глюкозу. В качестве побочного продукта фотосинтеза выделяется молекулярный кислород (O_2). Все организмы для получения энергии расщепляют органиче-

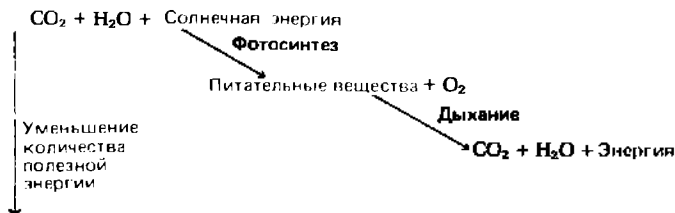
ские соединения в процессе клеточного дыхания. При дыхании потребляется O_2 и образуются CO_2 и вода, которые могут быть вновь использованы для фотосинтеза. Вещество может совершать такой круговорот сколь угодно долго, вовлекаясь попеременно то в фотосинтез, то в дыхание. С энергией дело обстоит иначе: Солнце должно непрерывно поставлять все новую и новую энергию.

ществ от каких-нибудь других организмов. Среди бактерий есть и такие автотрофы, для которых источником энергии служат различные химические реакции (см. разд. 3.1). Однако их вклад в синтез питательных веществ на Земле ничтожен, поскольку имеющиеся в их распоряжении ресурсы химической энергии крайне малы по сравнению с огромным потоком солнечной энергии, заливающимся на Землю.

При клеточном дыхании происходит расщепление питательных веществ и выделяется запасенная в них энергия, так что клетка может использовать ее для выполнения различной работы. У автотрофных организмов в процессе дыхания расщепляются те питательные вещества, которые в них же и синтезировались. Организмы, неспособные создавать свою собственную пищу, вынуждены получать ее от других организмов: их называют поэтому *гетеротрофами* («питающимися за счет других») (рис. 11.6).

Для полного расщепления питательных веществ при дыхании необходим кислород. Конечными продуктами дыхания являются двуокись углерода и вода плюс высвободившаяся энергия (живым организмам, разумеется, не очень

выгодно, что энергии высвобождается гораздо меньше, чем ее было в свое время запасено в процессе фотосинтеза). Эти конечные продукты дыхания служат исходными соединениями для фотосинтеза. Поэтому можно сказать, что дыхание в конечном счете сводит на нет работу фотосинтеза. С одной, впрочем, важной оговоркой: количество полезной энергии, извлеченной в процессе дыхания, оказывается гораздо меньше количества солнечной энергии, уловленной в процессе фотосинтеза:



Голубым цветом выделен путь полезной энергии. Солнечный свет несет много энергии, питательные вещества – меньше, а двуокись углерода, вода и кислород – совсем мало.

11.4. Первые эксперименты по фотосинтезу

Методики, применяемые при изучении многих биохимических процессов, слишком сложны для того, чтобы излагать их в этой книге. Однако многие ранние эксперименты по фотосинтезу нетрудно понять благодаря их ясной логике и простоте постановки. Поэтому, прежде чем заняться подробным изучением фотосинтеза, мы остановимся на этих ранних экспериментах и проследим, как с их помощью удалось выяснить общее уравнение этого процесса.

В конце XVIII в. было принято считать, что растения создают питательные вещества из воды и, возможно, из минеральных веществ, находящихся в почве. Это убеждение возникло отчасти под влиянием эксперимента, проведенного голландским ученым Яном-Батистом ван Гельмонтом (Jean-Baptiste Van Helmont) еще в XVII в. Ван Гельмонт посадил деревцо ивы, весившее 2,3 кг, в кадку, содержащую 90,8 кг сухой почвы. В течение пяти лет он ничего не вносил в почву и только поливал ее, а затем снова взвесил и почву, и дерево. Оказалось, что дерево весит теперь уже 76,9 кг, тогда как вес почвы уменьшился всего на 0,06 кг. Поэтому ван Гельмонт заключил, что все растительное вещество образуется исключительно из «стихий воды». (Философы древности признавали четыре стихии, или «элемента»: воду, огонь, землю и воздух.)

Ван Гельмонту удалось, таким образом, выявить одно из химических соединений, которые растения используют для того, чтобы строить свое тело, а именно воду. Однако он был неправ, когда полагал, что вес дерева увеличился исключительно за счет воды. Какой же другой источник питания могло использовать его дерево?

Ответ на этот вопрос, сам того не сознавая, дал в 1771 г. Джозеф Пристли (Joseph Priestley). Он показал, что животные и растения изменяют состав окружающего воздуха прямо противоположным образом. Опыт Пристли состоял в следующем: помещая в закрытый сосуд горящую свечу он убеждался в том, что через некоторое время свеча гасла; но если затем он ставил в этот закрытый сосуд на несколько дней живое растение, то в сосуде снова могла гореть

свечи. Пристли сделал вывод, что «в растениях присутствует что-то способное исправлять воздух,... испорченный горением свечи». Далее Пристли установил, что живая мышь изменяет воздух точно таким же образом, как горящая свеча (рис. 11.7). Пристли полагал, что в его опытах воздух, который он считал единым веществом, переходит из одной формы в другую. Мы теперь знаем, что животные и пламя свечи поглощают содержащийся в воздухе кислород, а растения, наоборот, выделяют кислород во время фотосинтеза.

В 1782 г. Жан Сенебье (Jean Senebier) показал, что растения, выделяя кислород, одновременно поглощают двуокись углерода. Это заставило его предположить, что в вещество растения превращается углерод, входящий в состав двуокиси углерода; иными словами, что в опыте ван Гельмонта источником питания растения, о котором сам ван Гельмонт не подозревал, был этот содержащийся в воздухе газ.

Австрийский врач Ян Ингенхауз (Jan Ingenhousz) обнаружил, что растения выделяют кислород только на свету. Он погружал ветку ивы в воду и наблюдал, что на свету на листьях образуются пузырьки кислорода. Появление этого побочного продукта фотосинтеза свидетельствовало о том, что фотосинтез идет. Если листья находились в темноте, пузырьки не появлялись. В 1796 г.

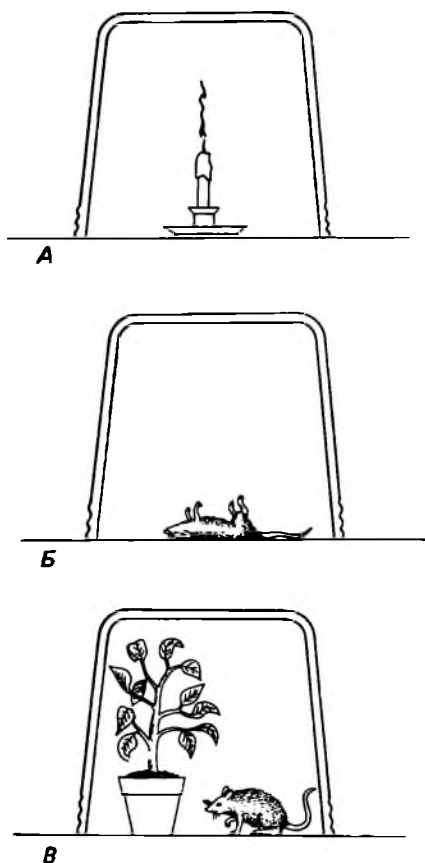


Рис. 11.7. Опыты Пристли. А. Свеча, горящая в закрытом сосуде, через некоторое время гаснет. Б. Мышь погибает, если оставить ее в закрытом сосуде. В. Если вместе с мышью поместить в сосуд растение, то мышь не погибнет.

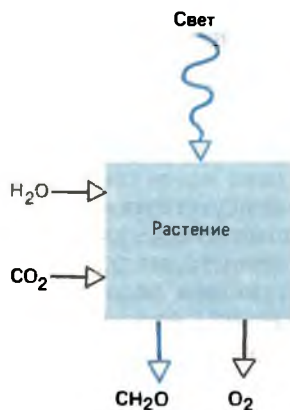


Рис. 11.8. Схема, в которой сведено то, что было известно о фотосинтезе к концу XIX в. К этому времени было выяснено, что растения на свету синтезируют углеводы (CH_2O), используя в качестве исходных соединений двуокись углерода (CO_2) и воду (H_2O). По мере поглощения двуокиси углерода выделяется кислород (O_2).

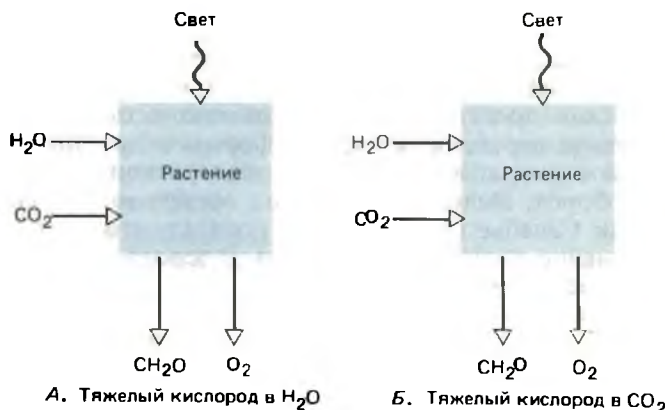


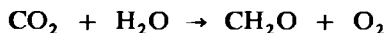
Рис. 11.9. Эксперименты, проведенные с целью выяснить, какое соединение служит источником кислорода, выделяющегося при фотосинтезе, — двуокись углерода или вода. Для выявления источника кислорода применяется тяжелый кислород (показан голубым). А. Если растение получает воду, содержащую тяжелый кислород,

то он обнаруживается в выделяющемся газообразном кислороде. Б. Если тяжелый кислород содержится в двуокиси углерода, которую получает растение, то часть его обнаруживается в углеводе, но в газообразном кислороде он отсутствует.

Ингенхауз дал общее уравнение фотосинтеза:



Позже, в XIX в., рассматривая освещенные листья в микроскоп, исследователи заметили, что крахмальные зерна при фотосинтезе увеличиваются. Это привело их к мысли, что непосредственными продуктами фотосинтеза являются углеводы. Таким образом, в основных чертах схема фотосинтеза была завершена (рис. 11.8):



Поскольку из двух исходных соединений, участвующих в процессе фотосинтеза только двуокись углерода содержит углерод, было ясно, что именно она служит источником углерода для углеводов. В отношении кислорода, который присутствует и в двуокиси углерода, и в воде, подобной ясности не было. Лишь в 1941 г. удалось показать, что выделяющийся при фотосинтезе кислород происходит из воды. Чтобы доказать это, исследователи воспользовались «тяжелым кислородом», т.е. кислородом с избытком нейтронов в ядре (см. разд. 9.1). Если растению давали обычную двуокись углерода и воду, содержащую тяжелый кислород, то оно выделяло тяжелый O_2 . Если же опыт ставили по-иному, с обычной водой, но с двуокисью углерода, содержавшей тяжелый кислород, то выделялся обычный O_2 (рис. 11.9).

11.5. Два ряда реакций фотосинтеза

Понятие «фотосинтез» охватывает весь процесс в целом — от поглощения световой энергии растением до образования углевода. За этим скрывается длинная и сложная последовательность реакций. Каждая из них должна быть

изучена и каждой должно найтись место в общей картине фотосинтеза.

Еще в 1905 г. Ф. Блекман (F Blackman) указал, что в фотосинтезе можно, вероятно, выделить две главные стадии. Если освещать растения светом возрастающей интенсивности, то скорость фотосинтеза (мерой которой служит количество выделенного кислорода) будет неуклонно повышаться вплоть до некоторой точки, после чего это повышение прекращается. Это та точка, в которой растение поглощает столько света, сколько оно в состоянии использовать. Оказывается, однако, что фотосинтез можно усилить и после этого, если повысить температуру.

Блекман считал это доказательством существования двух серий реакций¹. Первая из них вызывается светом; поэтому с усилением интенсивности слабого света фотосинтез ускоряется. Другие реакции, подобно тем, о которых мы говорили в разд. 9.4, ускоряются с повышением температуры. Блекман предположил, что первая серия реакций предоставляет какие-то вещества, необходимые для второй. Полвека спустя это его предположение подтвердилось. Выяснилось, что в первой серии реакций световая энергия расходуется на синтез АТФ и на отщепление атомов водорода от воды. АТФ предоставляет затем энергию для второй серии реакций, известной как фиксация углерода. В этих реакциях низкоэнергетическое соединение — двуокись углерода — включается в высокоэнергетические соединения — молекулы питательных веществ. Атомы водорода тоже включаются в состав молекул питательных веществ.

Для того чтобы понять, как протекают эти две серии реакций и как они связаны друг с другом, нам следует познакомиться со строением хлоропластов.

11.6. Строение хлоропластов

Один из главных законов биологии гласит, что структура системы тесным образом связана с ее функцией. Знакомясь со структурой хлоропластов, мы убеждаемся в том, что химические соединения, участвующие в фотосинтезе, организованы здесь так, как того требует их функция.

Под микроскопом видно, что зеленую окраску фотосинтезирующей растительной клетке придают зеленые хлоропласты; остальные элементы клетки почти бесцветны. Цвет хлоропластов определяется зеленым пигментом *хлорофиллом*; хлорофилл кажется нам зеленым, потому что он поглощает в красной и синей областях спектра и отражает зеленые лучи, которые и воспринимаются нашим глазом.

В 1883 г. немецкий ученый Т. Энгельман (T. W. Engelmann) представил косвенные доказательства важной роли хлорофилла в процессе фотосинтеза. Энгельман работал с водорослью *спирогира*, имеющей длинные спиральные хлоропласты. Он помещал водоросль на предметное стекло вместе с бактериями, которым требовался кислород, и рассматривал их под микроскопом; при этом луч света, отразившись от зеркала микроскопа, разлагался с помощью призмы на спектр, так что отдельные части хлоропласта освещались светом с разными длинами волн (рис. 11.10). Энгельман полагал, что если из-

¹ Первоначально они были названы «световыми реакциями» и «темновыми реакциями». Однако эти названия привели к большой путанице и оказались к тому же неточными, так что многие биохимики предлагают теперь от них отказаться. Здесь мы делим фотосинтез на 1) реакции, вызываемые светом, в которых участвуют фотосинтетические мембраны, и 2) фиксацию углерода, происходящую в стромах.

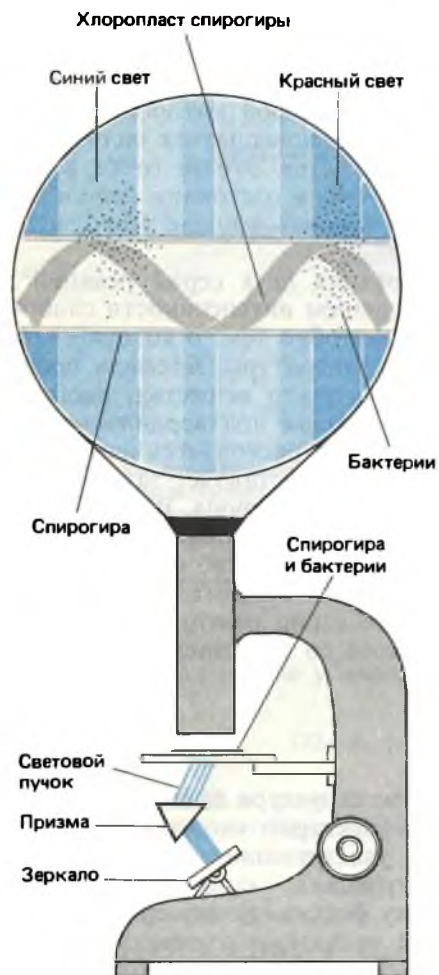


Рис. 11.10. Опыты Энгельмана, показавшие, какие части спектра используются для фотосинтеза. Верхняя часть рисунка (заключенная в круг) воспроизводит картину, которую Энгельман наблюдал под микроскопом. Призма, укрепленная над зеркалом микроскопа, разлагала луч солнечного света в спектр: красный, оранжевый, желтый, зеленый, голубой, синий, фиолетовый. На столике микроскопа находилось предметное стекло с нитью спирогиры и бактериями, нуждающимися в кислороде. Бактерии скапливались у тех участков хлоропласта спирогиры, которые освещались красным и синим светом. В этих участках, следовательно, имелось больше кислорода, а значит, здесь более интенсивно протекал фотосинтез.

лучение с какой-то определенной длиной волны поддерживает фотосинтез наилучшим образом, то части водоросли, освещаемые этими лучами, будут выделять больше кислорода и на них будут скапливаться бактерии. Бактерии скапливались в участках, освещавшихся красным и синим светом, свидетельствуя тем самым, что именно эти области спектра особенно эффективны в фотосинтезе. Поскольку красный и синий свет поглощается хлорофиллом, такой результат можно было считать убедительным доводом в пользу того, что главным фотосинтетическим пигментом является хлорофилл.

Хлоропласты содержат помимо хлорофилла желтые, оранжевые или бурые пигменты, называемые *каротиноидами*. Эти пигменты играют в фотосинтезе вспомогательную роль — поглощают свет с другими длинами волн и передают свою энергию хлорофиллу. Благодаря каротиноидам растения могут использовать для фотосинтеза не только красный и синий свет, поглощаемый самим хлорофиллом, но также и некоторые другие части спектра, в частности его зеленый участок. Обычно каротиноиды маскируются зеленым хлорофиллом, но осенью, когда хлорофилл разрушается, эти яркие пигменты, до того оставав-

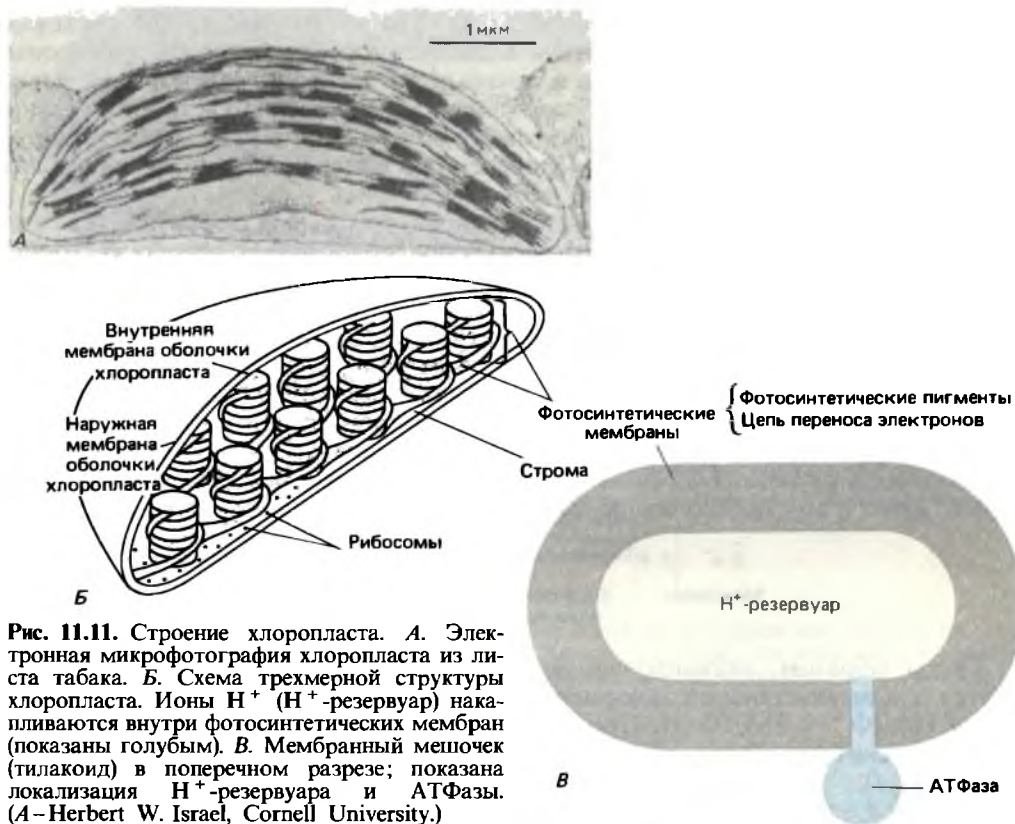


Рис. 11.11. Строение хлоропласта. А. Электронная микрофотография хлоропласта из листа табака. Б. Схема трехмерной структуры хлоропласта. Ионы H^+ (H^+ -резервуар) накапливаются внутри фотосинтетических мембран (показаны голубым). В. Мембранный мешочек (тилакоид) в поперечном разрезе; показана локализация H^+ -резервуара и АТФазы. (А – Herbert W. Israel, Cornell University.)

шиеся скрытыми, становятся видны. Именно каротиноиды придают осенним листьям желтую и оранжевую окраску; багряный цвет зависит от антоцианов, находящихся в крупных вакуолях растительных клеток (разд. 10.6).

Фотосинтетические пигменты и молекулы, образующие цепь переноса электронов, встроены в *фотосинтетические мембраны* хлоропласта. Эти мембраны образуют систему трубочек и мешочков, или *тилакоидов*, заключающих в себе H^+ -резервуар (рис. 11.11). АТФазы – ферменты, использующие энергию этого H^+ -резервуара для синтеза АТФ, – локализуются на наружной поверхности фотосинтетических мембран.

Фотосинтетические мембраны окружены стромой, или «основным веществом» хлоропласта, содержащим хлоропластную ДНК, рибосомы и ферменты, участвующие в фиксации углерода. Строма в свою очередь окружена двойной мембраной, отделяющей хлоропласт от цитоплазмы клетки.

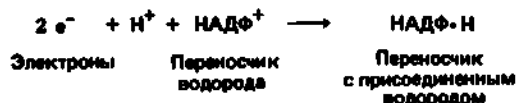
11.7. Реакции, вызываемые светом

Первый ряд реакций, выделенных Блекманом – это реакции, в которых участвуют молекулы, связанные с фотосинтетическими мембранами, т.е. фотосинтетические пигменты, цепь переноса электронов и ферменты синтеза АТФ.

Уникальная часть процесса фотосинтеза—это та его часть, где световая энергия используется для того, чтобы в конечном счете заставить электроны переходить от одного переносчика к другому по электронтранспортной цепи. Именно этот поток электронов обуславливает превращение световой энергии в химическую, запасаемую в двух формах: в виде АТФ и в виде особых нагруженных водородом переносчиков. Процесс этот выяснен еще не до конца, но в основных чертах его уже можно себе представить.

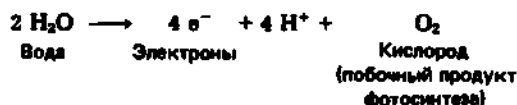
Пигмент хлорофилл обладает особым свойством: когда он поглощает единицу световой энергии, один из его электронов приобретает «скорость убегания» и отрывается от его молекулы. Этот электрон передается затем от одного переносчика к другому по электронтранспортной цепи.

Чем заканчивается эта передача? Электрон соединяется с другим электроном, также передающимся по цепи, и с ионом водорода (H^+) из воды, находящейся в строме. (В любом количестве воды некоторое число ее молекул диссоциировано на ионы H^+ и OH^-). Оба электрона и ион водорода присоединяются к молекуле переносчика водорода. В данном случае таким переносчиком водорода служит НАДФ⁺ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), который при этом переходит в свою восстановленную форму, НАДФ·Н



Таким образом, активированные световой энергией электроны используются для присоединения водорода к переносчику водорода, т.е. для превращения НАДФ⁺ в НАДФ·Н. Процесс этот протекает на наружной поверхности фотосинтетических мембран и НАДФ·Н переходит в строму (рис. 11.12, 1).

Вернемся теперь к молекулам хлорофилла, утратившим свои электроны. Эти электроны замещаются путем разложения воды и разделения ее водородных атомов на электроны и ионы H^+



Две молекулы воды должны разложиться для того, чтобы образовалась одна молекула кислорода и эквивалент четырех атомов водорода, т.е. четыре электрона и четыре иона H^+

Разложение воды происходит внутри тилакоидов. Электроны передаются по электронтранспортной цепи молекулам хлорофилла, утратившим свои электроны. Ионы H^+ остаются внутри тилакоида и пополняют H^+ -резервуар (рис. 11.12, 2). Этот H^+ -резервуар служит затем источником энергии для синтеза АТФ. Проходя по каналам, имеющимся в мембране, ионы H^+ попадают на наружную поверхность мембраны, где АТФаза синтезирует АТФ из АДФ и Ф_н. Отсюда синтезированный АТФ переходит в строму (рис. 11.12, 3).

Кислород, образующийся при разложении воды, представляет собой побочный продукт фотосинтеза. Он может использоваться растением для дыхания или может диффундировать из растения наружу, в атмосферу. Следует указать, что почти весь содержащийся в атмосфере кислород, столь необходимый для жизни животных, имеет своим источником именно этот процесс.

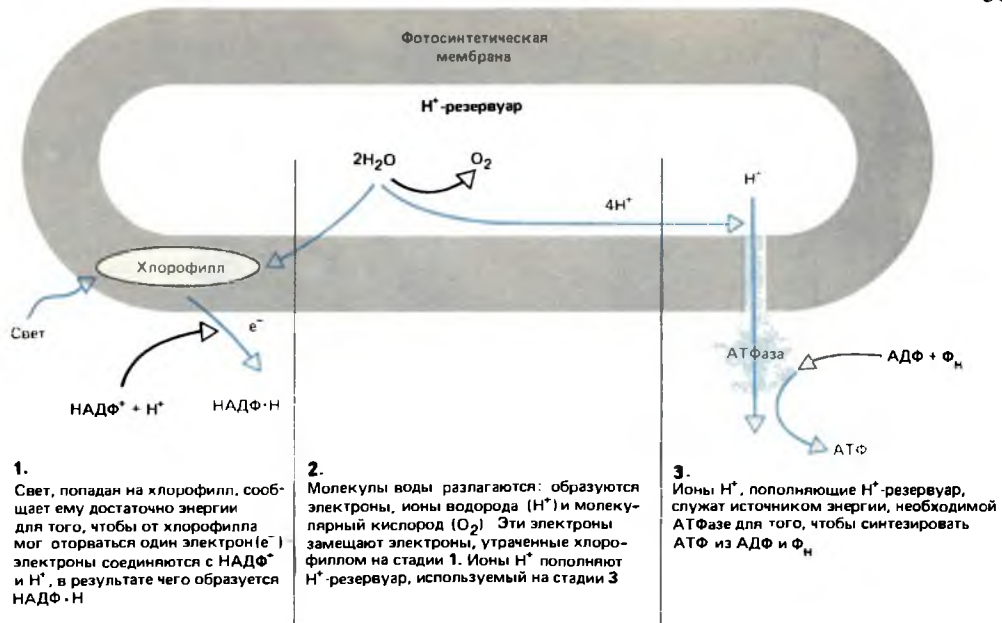


Рис. 11.12. Реакции фотосинтеза, вызываемые светом. Познакомьтесь с локализацией стромы, фотосинтетической мембраны и H^+ -резервуара (верхняя часть схемы). Рассматриваемые реакции протекают непрерывно, но их легче изучать,

разделив на три стадии, как показано на схеме. Читайте описание отдельных стадий и рассматривайте соответствующие части схемы в указанном порядке, слева направо.

11.8. Фиксация углерода

Реакции, о которых мы говорили в предыдущем разделе, поставляют в строму хлоропласта $\text{НАДФ} \cdot \text{H}$ и АТФ. Здесь эти соединения используются в серии реакций, «фиксирующих» двуокись углерода в форме углеводов (рис. 11.13 и табл. 11.1).

Отдельные этапы фиксации углерода можно проследить по рис. 11.14. На первом этапе двуокись углерода присоединяется к предсуществующей органи-

Таблица 11.1. Последовательные стадии фотосинтеза (во многих случаях конечные продукты одной реакции служат исходными веществами для другой, и наоборот)

Реакции	Исходные вещества	Конечные продукты
Реакции, вызываемые светом	Световая энергия	Электроны
	Хлорофилл	
	Электроны $\text{НАДФ}^+ + \text{H}^+$	
	H_2O	O_2 H^+ -резервуар
	H^+ -резервуар	
	АДФ + P_H	
Фиксация углерода	Пятиуглеродный сахар CO_2 АТФ $\text{НАДФ} \cdot \text{H}$	Углеводы АТФ + P_H НАДФ^+

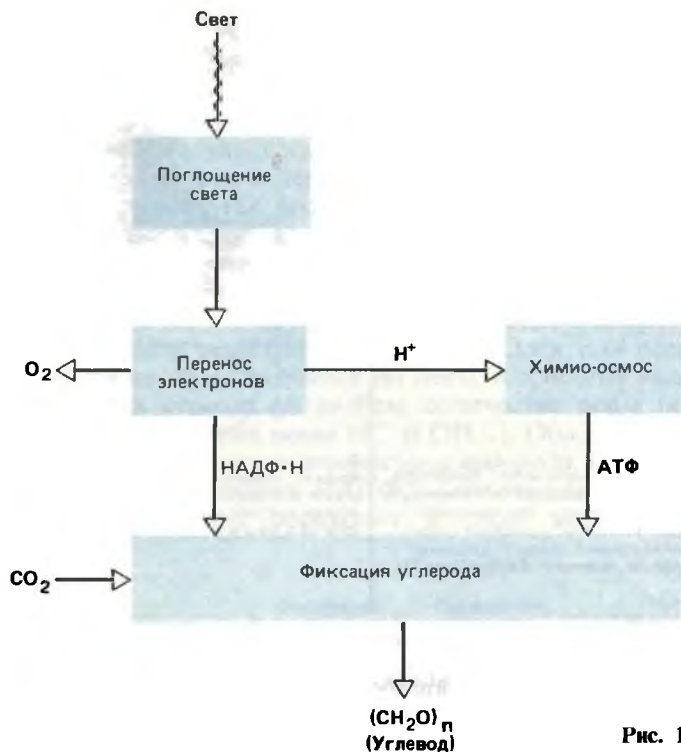
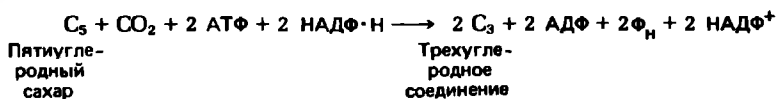


Рис. 11.13. Общая схема фотосинтеза.

ческой молекуле — пятиуглеродному сахару. Образующаяся при этом шестиуглеродная структура нестабильна и сразу же расщепляется на две идентичные трехуглеродные молекулы. Каждая из трехуглеродных молекул принимает фосфатную группу от АТФ. Обе они уже и до того содержали по одной фосфатной группе, но эта новая фосфатная группа присоединяется высокоэнергетической связью, так что и сама молекула оказывается теперь богатой энергией. Процесс завершается разрывом этих новых высокоэнергетических фосфатных связей, при котором заключенная в них энергия высвобождается, и каждая молекула присоединяет по одному атому водорода от НАДФ·Н.

Все эти реакции можно описать следующим суммарным уравнением:



Следует учесть, что в этих протекающих в хлоропласте реакциях одновременно участвуют многие однотипные молекулы. На определенном этапе судьба трехуглеродных молекул может оказаться различной. Одни из них соединяются друг с другом и образуют шестиуглеродные сахара, например молекулы глюкозы, которые в свою очередь могут соединяться, образуя сахарозу, крахмал, целлюлозу и другие вещества (рис. 11.15). Другие трехуглеродные соединения используются для синтеза аминокислот, что связано с присоединением азотсодержащих групп. Наконец, третьи вовлекаются

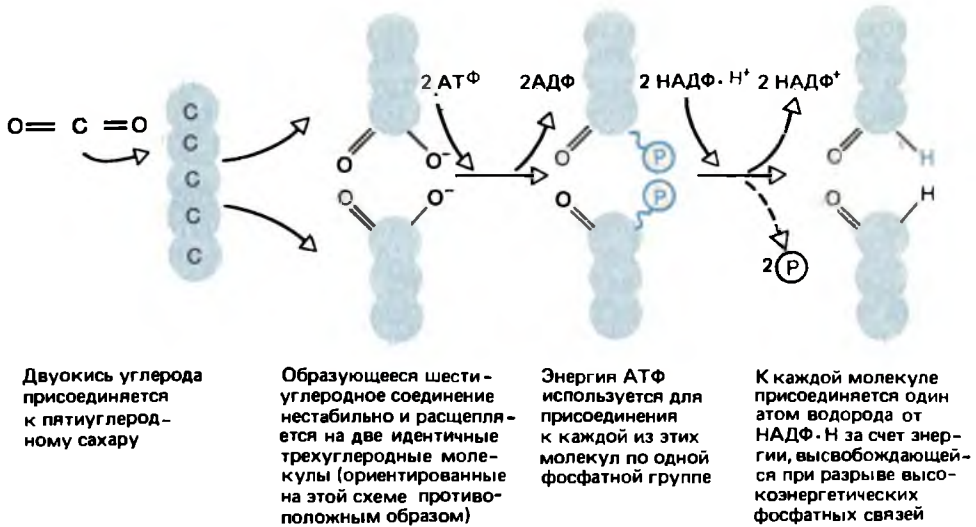


Рис. 11.14. Фиксация углерода – включение двуокиси углерода в молекулы углеводов.

в длинный ряд реакций, основной результат которых сводится к превращению пяти трехуглеродных молекул в три молекулы исходного пятиуглеродного сахара. Этот пятиуглеродный сахар может снова присоединять двуокись углерода, т.е. увеличивать общее количество фиксированного углерода в растении. Поскольку часть трехуглеродных конечных продуктов превращается в новые молекулы исходного пятиуглеродного соединения, процесс фиксации углерода в целом по существу представляет собой цикл. Его часто называют

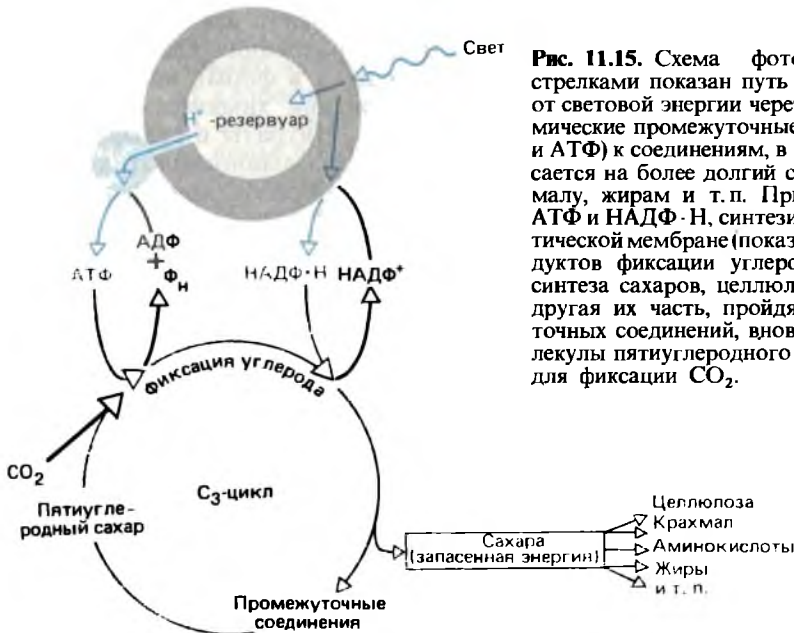


Рис. 11.15. Схема фотосинтеза. Цветными стрелками показан путь превращения энергии от световой энергии через короткоживущие химические промежуточные продукты ($\text{NADPH} \cdot \text{H}^+$ и ATP) к соединениям, в которых энергия запасается на более долгий срок, – к сахарам, крахмалу, жирам и т.п. При этом используются ATP и $\text{NADPH} \cdot \text{H}^+$, синтезируемые на фотосинтетической мембране (показана серым). Часть продуктов фиксации углерода используется для синтеза сахаров, целлюлозы и т.п., тогда как другая их часть, пройдя через ряд промежуточных соединений, вновь превращается в молекулы пятиуглеродного сахара, необходимого для фиксации CO_2 .

C_3 -циклом (по его C_3 -продуктам) или циклом Кальвина в честь открывшего его ученого Мелвина Кальвина (Melvin Calvin), который за эти работы был удостоен в 1961 г. Нобелевской премии. Нетрудно видеть, что для создания эквивалента одной новой (шестиуглеродной) молекулы глюкозы цикл должен повториться шесть раз: всякий раз к запасу фиксированного углерода в растении прибавляется по одному атому углерода из CO_2 .

Важно отметить также, что АДФ, Φ_H и НАДФ⁺ высвобождающиеся при фиксации углерода, возвращаются на поверхность фотосинтетических мембран и здесь вновь превращаются в АТФ и НАДФ·Н. В дневное время, пока светит солнце, в хлоропластах не прекращается активное движение этих молекул — они снуют взад и вперед как челноки, соединяя два независимых ряда реакций. Этих молекул в хлоропластах немного, поэтому АТФ и НАДФ·Н, образовавшиеся днем, на свету, после захода солнца быстро расходуются в реакциях фиксации углерода. Затем фотосинтез прекращается до рассвета. С восходом солнца вновь начинается синтез АТФ и НАДФ·Н, а вскоре возобновляется и фиксация углерода.

11.9. Дальнейшая судьба продуктов фотосинтеза

Растения — автотрофы, т.е. все свои органические вещества они образуют сами. Из внешнего мира они получают только неорганические соединения: двуокись углерода — из воздуха, а воду и многие минеральные вещества — главным образом из почвы через корни. К таким минеральным веществам относятся нитраты, фосфаты и сульфаты, которые культурные растения часто получают в виде удобрений. Некоторые из элементов минерального питания растений играют роль кофакторов, необходимых определенным ферментам для проявления активности; другие входят в состав белков, хлорофилла, гормонов и прочих молекул, синтезируемых растением из углеводов, образуемых в процессе фотосинтеза.

Эти углеводы играют роль мономеров при построении всех органических соединений, в которых нуждается растение. Для образования клеточных стенок синтезируются большие количества целлюлозы, а в форме полисахарида крахмала запасается для последующего использования химическая энергия. Жиры в растениях также синтезируются из сахаров. Нитраты и сульфаты, поглощаемые корнями, растения используют для синтеза аминокислот, которые служат им главным образом материалом для образования ферментов.

Краткое содержание главы

Живые организмы нуждаются в энергии для того, чтобы поддерживать свой химический состав, ликвидировать повреждения, расти и размножаться. Почти все ныне живущие организмы в смысле удовлетворения своих энергетических потребностей прямо или косвенно зависят от Солнца.

Непосредственным источником энергии для большей части реакций в живых клетках служит АТФ. Почти весь АТФ синтезируется ферментами за счет энергии H^+ -резервуара, заключенного в мембрану; эта энергия используется в реакции соединения АДФ и неорганического фосфата (Φ_H).

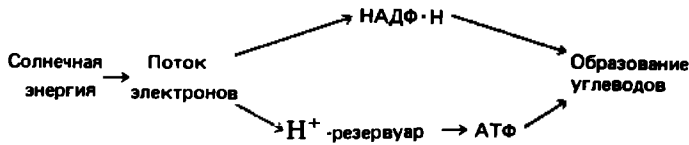
Ранние эксперименты дали возможность вывести общее уравнение фотосинтеза:



Позже, уже в XX в., было установлено, что фотосинтез складывается из двух серий реакций:

1. Солнечный свет поставляет энергию для реакций, связанных с фотосинтетическими мембранами хлоропласта. Свет переводит электроны хлорофилла на более высокий энергетический уровень и индуцирует поток электронов в электронтранспортной цепи мембран. Переносчик водорода НАДФ⁺ присоединяет электроны (а также ионы H⁺ из стромы) и превращается в НАДФ·Н. Поток электронов обуславливает также разложение воды (благодаря которому электроны возвращаются к хлорофиллу), поступление ионов H⁺ в H⁺-резервуар, обеспечивающий АТФазы энергией для синтеза АТФ, и выделение кислорода в качестве побочного продукта фотосинтеза.

2. В реакциях фиксации углерода энергия АТФ и водород от НАДФ·Н используются для включения CO₂ в молекулы углеводов. Поток энергии при фотосинтезе можно представить себе следующим образом:



В целом можно сказать, что фотосинтезирующее растение улавливает обильно изливающуюся на него световую энергию и запасает ее в химических связях, которые могут сохраняться сколь угодно долго. Нефть и уголь, которые мы в настоящее время используем, содержат «ископаемый солнечный свет» — энергию, запасенную фотосинтезирующими организмами сотни миллионов лет назад.

Проверьте себя

- Пристли обнаружил, что мышь не гибнет в закрытом сосуде, если там находится живое растение. Что еще требуется в этих условиях для того, чтобы мышь осталась жива?
 - хлорофилл;
 - солнечный свет;
 - ионы водорода;
 - химическое соединение, разлагающееся с выделением CO₂;
 - источник НАДФ·Н.
- Эксперимент Энгельмана с водорослью спирогиры показал, что:
 - растениям для фотосинтеза необходим весь спектр солнечного света;
 - эффективны только длины волн красной области;
 - эффективны только длины волн синей области;
 - эффективны длины волн и красной и синей области;
 - эффективны только длины волн зеленой области.
- Укажите, в каком компартменте клетки (из перечисленных справа) локализируются перечисленные слева вещества или процессы:

1) хлорофилл;	а) строма;
2) ферменты, катализирующие реакции фиксации углерода;	б) фотосинтетические мембраны;
3) синтез АТФ;	в) внутреннее пространство тилакоидов.
4) H ⁺ -резервуар.	

4. Назовите, какую роль (из указанных справа) выполняет каждое из перечисленных ниже веществ (дайте все возможные здесь верные ответы):
- | | |
|---------------------------|--|
| 1) пятиуглеродный сахар; | а) исходное соединение для реакций, вызываемых светом; |
| 2) НАДФ ⁺ ; | б) конечный продукт реакций, вызываемых светом; |
| 3) углеводов; | в) исходное соединение для фиксации углерода; |
| 4) O ₂ ; | г) конечный продукт фиксации углерода. |
| 5) CO ₂ ; | |
| 6) АДФ + Ф _н . | |
5. Укажите, какие из перечисленных ниже веществ, образующихся в реакциях, вызываемых светом, необходимы для фиксации углерода:
- а) CO₂ и H₂O;
 - б) АТФ и НАДФ·Н;
 - в) АТФ и H₂O;
 - г) O₂ и НАДФ·Н.
6. Считается, что при фотосинтезе непосредственным источником энергии для образования АТФ служит:
- а) НАДФ·Н;
 - б) АДФ;
 - в) вода;
 - г) ионы H⁺, заключенные в окруженном мембраной компартменте;
 - д) возбужденные электроны хлорофилла.

Вопросы для обсуждения

1. Почему при фотосинтезе энергия падающего на лист солнечного света переходит в химическую энергию органических соединений с эффективностью всего около 1%? Какова судьба остальной энергии?
2. Если обработать хлоропласты каким-нибудь детергентом, способным повысить проницаемость мембран для ионов, то хлоропласты перестают синтезировать АТФ. Объясните причину этого.

Очерк. Экологические аспекты фотосинтеза

У растений, растущих в разных местообитаниях, выработались в процессе эволюции различные типы фотосинтеза – результат адаптации к среде. CO₂, поглощаемая при фотосинтезе, поступает в листья через отверстия, называемые устьицами. Через эти же устьища неизбежно испаряется часть содержащейся в растении воды. Если листья растения теряют воду быстрее, чем корни подают ее из почвы, то растение начинает увядать. Устьица при этом несколько прикрываются, что уменьшает потерю воды, но вместе с тем сокращает и количество поступающей в листья CO₂. Между тем, фермент

Рис. 11.16. Измерение скорости фотосинтеза у одного из кустарников в Долине Смерти. Кустарник был накрыт колпаком, и циркулировавший вокруг воздух отводился в передвижную лабораторию, где непрерывно измерялось содержание в нем CO_2 . Скорость поглощения CO_2 растением служила мерой скорости фотосинтеза.



C_3 -цикла, катализирующий присоединение CO_2 к пятиуглеродному сахару, лучше работает при высоких концентрациях CO_2 .

Существуют растения – их называют C_4 -растениями, – у которых фотосинтез протекает быстро даже при низких концентрациях CO_2 . У C_4 -растений особый фермент в клетках мезофилла листа присоединяет наличную CO_2 к трехуглеродному соединению с образованием четырехуглеродного соединения, в составе которого временно и сохраняется CO_2 . Это четырехуглеродное соединение переходит в другие клетки листа (в клетки обкладки). Здесь CO_2 вновь от него отщепляется и накапливается уже в таких количествах, чтобы мог функционировать C_3 -цикл, фиксирующий CO_2 в виде углеводов (разд. 11.8). Такой C_4 -цикл потребляет больше АТФ, чем один только C_3 -цикл, но зато C_4 -растения способны более интенсивно вести фотосинтез при высоких температурах. У одного из таких C_4 -растений (в Долине Смерти, шт. Калифорния) максимальная интенсивность фотосинтеза (рис. 11.16) была зарегистрирована при неправдоподобно высокой температуре – плюс 47°C . C_4 -фотосинтез выработался в процессе эволюции у растений жарких, солнечных, засушливых мест, в частности у луговой растительности, поскольку на лугах освещенность обычно достаточна для удовлетворения высокой потребности в АТФ, а воды часто не хватает. К C_4 -растениям относятся, например, росичка и ряд других злостных сорняков, а также некоторые быстрорастущие культурные растения, в частности сахарный тростник и кукуруза.

У некоторых растений существует еще один путь фиксации двуокси углерода – так называемый кислотный метаболизм толстянковых (Crassulaceae) (сокращенно САМ¹). Этот путь свойствен главным образом кактусам, различным видам молочая и другим суккулентам (т.е. растениям с толстыми, запасующими воду листьями или стеблями), приспособленным к условиям пустыни (см. рис. 4.23). САМ-растения экономят воду самым строгим образом. Днем, в жаркое время их устьица закрыты и открываются только ночью, когда вода испаряется медленнее. Это ставит их, однако, в весьма затруднительное положение, поскольку необходимый для фотосинтеза свет есть только днем, а устьица, через которые поступает необходимая для фотосинтеза CO_2 , открыты только ночью. САМ-путь фотосинтеза разрешает эту проблему, давая растениям возможность ночью фиксировать CO_2 в форме органических кислот, а затем использовать отщепляемую от этих кислот CO_2 для того, чтобы синтезировать углеводы днем, в светлое время суток.

¹ От англ. Crassulaceae acid metabolism.



Рис. 11.17. C_3 - и C_4 -растения. А. Томаты – растения у которых фотосинтез протекает только по C_3 -типу. Б. Сахарный тростник – растение, у которого впервые был открыт C_4 -фотосинтез.

Различные растения приспособились к разной интенсивности света (рис. 11.17). Такие светолюбивые растения, как кукуруза или томаты, могут расти под крышей лишь при искусственном освещении. Виды, произрастающие в нижнем ярусе леса (многие из которых стали излюбленными комнатными растениями), теневыносливы; даже на очень ярком свете фотосинтез протекает у них не слишком интенсивно. К теневыносливым растениям принадлежат многие папоротники, узамбарская фиалка и филодендрон.

Глава 12

Клеточное дыхание

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Перечислить исходные соединения и главные конечные продукты гликолиза, цикла лимонной кислоты и переноса электронов.
2. Дать краткое описание общей схемы клеточного дыхания, из которого было бы ясно, какое место занимают в ней три названных выше процесса.
3. Объяснить, почему большинство организмов нуждаются в кислороде и как образуются побочные продукты клеточного дыхания — двуокись углерода и вода.
4. Указать локализацию гликолиза, цикла лимонной кислоты и переноса электронов в эукариотических и прокариотических клетках.
5. Указать, в чем сходство и в чем различие между двумя процессами: спиртовым брожением, вызываемым дрожжами, и образованием молочной кислоты в мышечной ткани.
6. Сравнить дыхание и брожение по такому признаку, как количество АТФ, образующегося в каждом из этих процессов.
7. Объяснить, почему потребление избыточного количества пищи приводит к ожирению.

В гл. 11 было показано, что клеткам постоянно требуется энергия для самых разнообразных процессов — для синтеза белка, для активного транспорта веществ, мышечного сокращения, клеточного деления и т.д. Чаще всего источником этой энергии служит богатое энергией соединение АТФ (аденозинтрифосфат). Все организмы, как фотосинтезирующие, так и нефотосинтезирующие, образуют АТФ, расщепляя органические питательные вещества. Во время этого расщепления высвобождается заключенная в питательных веществах энергия, за счет которой происходит присоединение неорганического фосфата (P_n) к АДФ, т.е. синтезируется АТФ.

У большинства организмов питательные вещества расщепляются и высвобождают содержащуюся в них энергию во время клеточного дыхания, в кото-



Рис. 12.1. Энергия поступает в живые системы, когда растения в ходе фотосинтеза образуют питательные вещества. Эта энергия, заключенная в органических веществах, может выделяться быстрым и почти неуправляемым способом,

как при горении. При дыхании (в самих растениях или в организме животных, питающихся растениями, как этот олень) энергия выделяется постепенно и процесс этот регулируется.

ром используется молекулярный кислород (O_2)¹. Исходными веществами для дыхания служат богатые энергией органические молекулы и кислород, а побочными его продуктами – двуокись углерода и вода, т.е. соединения, бедные энергией. Суммарное уравнение процесса дыхания имеет следующий вид: Органические молекулы + $O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + \text{Энергия}$

Точно таким же суммарным уравнением описывается и процесс горения: при горении для разрушения органических веществ (например, древесины или нефти) тоже используется O_2 и продуктами его также являются двуокись углерода и вода. Кроме того, при горении выделяется большое количество энергии в виде тепла и света. Однако, в то время как при горении энергия выделяется сразу, при дыхании она выделяется постепенно, маленькими порциями, в процессе, слагающемся из ряда регулируемых этапов. Это позволяет клетке удержать часть выделившейся энергии и сохранить ее в форме АТФ, что было бы, разумеется, невозможно, если бы выделение энергии происходило бурно, как при горении или при взрыве (рис. 12.1).

Некоторые клетки находятся в условиях, где кислорода нет совсем или где его иногда не хватает. Эти клетки синтезируют АТФ посредством одного из многих видов брожения, т.е. такого расщепления питательных веществ, при котором конечными продуктами оказываются органические соединения.

В этой главе мы познакомимся с тем, как происходит полное расщепление глюкозы в процессе клеточного дыхания. После этого мы рассмотрим два обычных вида брожения. И наконец, мы узнаем, как организмы используют для дыхания вместо глюкозы какие-нибудь другие субстраты и как сам путь дыхания связан с другими биохимическими путями клетки.

Некоторые бактерии используют для дыхания не кислород, а другие неорганические вещества.

Если вы еще не прочитали гл. 11, то вам следует проработать хотя бы первые ее три раздела (разд. 11.1–11.3), прежде чем приступить к настоящей главе.

12.1. Общие сведения о дыхании

Изучение процесса дыхания мы начнем с молекулы глюкозы, шестиуглеродного сахара. При дыхании глюкоза расщепляется через длинный ряд последовательных этапов. На некоторых этапах энергия, заключенная в химических связях молекулы глюкозы, используется для синтеза АТФ. В результате этого часть энергии, содержавшейся ранее в глюкозе, оказывается теперь запасенной в высокоэнергетических фосфатных связях АТФ.

Большая часть АТФ образующегося при дыхании, синтезируется с использованием энергии резервуара водородных ионов (H^+ -резервуара) (см. разд. 11.2). Источником ионов H^+ служат главным образом атомы водорода, отделяющиеся на разных этапах от питательных веществ, которые подвергаются расщеплению. Поэтому, изучая дыхание, мы должны уделять особое внимание движению водородных атомов, а также протонов и электронов, из которых они состоят.

Различные этапы дыхания и брожения катализируются ферментами. Многим ферментам требуются помимо субстратов (т.е. исходных продуктов реакции) еще и особые молекулы, называемые *коферментами*. Коферменты во многих случаях синтезируются из витаминов, содержащихся в нашей пище (табл. 12.1). Те коферменты, о которых пойдет здесь речь, являются переносчиками, потому что они переносят атомы или группы атомов от одной реакции к другой. Время жизни коферментов велико, и они могут использоваться несконечное число раз, а потому они необходимы организму лишь в очень малых количествах. По этой же причине нам требуются лишь очень небольшие количества витаминов.

Таблица 12.1 Коферменты, используемые при дыхании

Кофермент	Функция	Витамин ¹⁾ , из которого синтезируется данный кофермент
Никотинамидадениндинуклеотид (НАД ⁺)	Передает атомы водорода в цепь переноса электронов	Ниацин
Флавинадениндинуклеотид (ФАД)	Передает атомы водорода в цепь переноса электронов	Рибофлавин
Кофермент А (КоА)	Передает ацетильную группу в цикл лимонной кислоты	Пантотеновая кислота

¹⁾ Подробнее о витаминах и витаминной недостаточности см. табл. 21.2.

Процесс дыхания, описанный в этой главе, свойствен эукариотам и многим прокариотам (бактериям). (Мы здесь не будем рассматривать различные химические пути, используемые другими бактериями.)

Весь процесс клеточного дыхания можно разделить на три главные последовательности реакций.

1. *Гликолиз*. В реакциях гликолиза шестиуглеродная молекула глюкозы (C_6) расщепляется на две молекулы трехуглеродного соединения (C_3)–пирувата. При этом образуются два главных продукта: АТФ и атомы водорода (рис. 12.2). Водородные атомы присоединяются к коферменту, выполняющему функцию переносчика водорода, а именно к НАД⁺ (никотина-

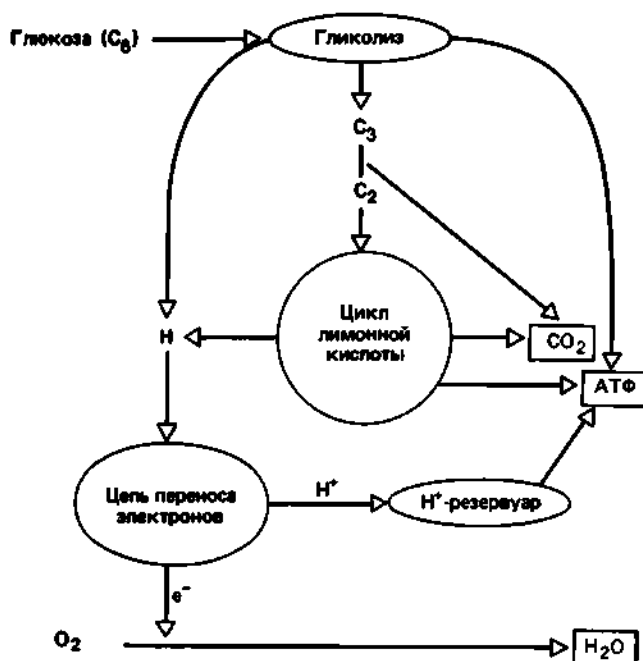


Рис. 12.2. Расщепление глюкозы в процессе дыхания. Необходимые для этого вещества, глюкоза и кислород, показаны на цветных плашках слева (вверху и внизу). Конечные продукты даны в цветных рамках справа. Черным обозначены промежуточные продукты, связывающие гликолиз, цикл лимонной кислоты

и цепь переноса электронов. Гликолиз и цикл лимонной кислоты вырабатывают некоторое количество АТФ, а также направляют водород в цепь переноса электронов, которая пополняет H⁺-резервуар и обеспечивает энергией большую часть синтеза АТФ.

мидадениндинуклеотиду), который переходит при этом в свою восстановленную форму, НАД·Н (НАД⁺ очень сходен с НАДФ⁺, т.е. с коферментом, выполняющим функцию переносчика водорода при фотосинтезе) (разд. 11.7 и 11.8).

2. *Цикл лимонной кислоты.* В цикле лимонной кислоты отделившиеся от пирувата двухуглеродные группы расщепляются далее с образованием двуокиси углерода. Цикл поставляет дополнительное количество АТФ и несколько нагруженных водородом переносчиков — главным образом НАД·Н, но также и некоторое количество ФАД·Н₂ (так принято обозначать восстановленную форму еще одного кофермента, являющегося переносчиком водорода, а именно *флавинадениндинуклеотида*, или ФАД).

3. *Цепь переноса электронов* (электронтранспортная цепь). Образовавшиеся ранее НАД·Н и ФАД·Н₂ передают свои атомы водорода в ту цепь переносчиков, которая разделяет атомы водорода на электроны и ионы H⁺ и перекачивает ионы H⁺ в H⁺-резервуар. H⁺-резервуар поставляет затем энергию для синтеза АТФ. Электроны, покидающие электронтранспортную цепь, соединяются с кислородом и с ионами водорода из другого источника, в результате чего образуется вода.

12.2. Гликолиз

Гликолиз – это последовательность реакций, общая для процесса дыхания и для многих типов брожения. Во время гликолиза синтезируется небольшое количество АТФ. Многие виды бактерий, грибов и мелких беспозвоночных способны существовать, довольствуясь только этим АТФ, вырабатываемым в процессе гликолиза. Однако у большинства из них, так же как и у всех так называемых высших организмов, есть, кроме того, еще и цикл лимонной кислоты, и цепь переноса электронов, поставляющие клетке во много раз больше АТФ, нежели один только гликолиз. Для этих двух последовательностей реакций необходим кислород (не нуждаются в нем только некоторые бактерии), так что большинство организмов используют эти пути для синтеза АТФ лишь при наличии кислорода. У организмов, у которых имеется цикл лимонной кислоты и цепь переноса электронов, главное назначение гликолиза состоит в том, чтобы вырабатывать пируват для цикла лимонной кислоты. При отсутствии кислорода единственным источником АТФ является гликолиз.

Ферменты, катализирующие реакции гликолиза, присутствуют в растворенном состоянии в цитоплазме. Проследите по рис. 12.3 все последовательные этапы гликолиза. Сделайте это не торопясь, тщательно сопоставляя исходные соединения и конечные продукты каждой реакции, чтобы уяснить себе природу превращения. Не пытайтесь запомнить все эти реакции. Мы приводим их здесь лишь для того, чтобы показать, как выглядит биохимический путь.

Итак, при гликолизе шестиуглеродная молекула глюкозы превращается в две трехуглеродные молекулы пирувата с образованием четырех молекул АТФ и двух $\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{Н}^+$. Поскольку в самом процессе гликолиза две молекулы АТФ расходуются, чистый выход при гликолизе равен двум молекулам АТФ и 2 ($\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{Н}^+$). $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ как мы увидим позже, передает свой водород в электронтранспортную цепь. В итоге, следовательно, гликолиз превращает глюкозу в пируват (который может затем расщепляться далее), а также дает $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ и некоторое количество биологически доступной энергии в форме АТФ.

12.3. Дальнейшие превращения пирувата. Цикл лимонной кислоты

Гликолиз происходит в цитоплазме. У эукариот пируват и $\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{Н}^+$ образующиеся при гликолизе, поступают в митохондрии, где дыхание завершается. У прокариот, не имеющих митохондрий, реакции, из которых складывается процесс дыхания, протекают в цитоплазме и на клеточной мембране.

Прежде чем продолжить рассмотрение отдельных этапов дыхания, скажем вкратце о том, как устроены митохондрии. От цитоплазмы митохондрия отделена наружной мембраной. Эта мембрана отличается довольно высокой проницаемостью, и многие соединения легко сквозь нее проходят. Внутренняя мембрана менее проницаема. Ограниченный ею внутренний компартмент содержит некоторые ферменты цикла лимонной кислоты. Остальные ферменты этого цикла, так же как и компоненты цепи переноса электронов, локализованы на самой внутренней мембране или же встроены в нее. Цепь переноса электронов накачивает ионы Н^+ в пространство между внутренней и наружной мембранами, играющее роль Н^+ -резервуара (рис. 12.4).

Пируват, попав в митохондрию, вступает здесь в реакцию с соединением, которое называется коферментом А, и с НАД^+ . От пирувата отщепляется

при этом один атом углерода и два атома кислорода (в виде молекулы двуокиси углерода), так что связанной с коферментом А остается двухуглеродная ацетильная группа; это соединение называется *ацетилкоферментом А* или ацетил-КоА. Одновременно НАД⁺ присоединяет 2Н (рис. 12.5). Ацетил-КоА направляется уже непосредственно в цикл лимонной кислоты.

Цикл лимонной кислоты известен также как *цикл трикарбоновых кислот* (напомним, что лимонная кислота имеет три карбоксильные группы) или цикл Кребса, по имени сэра Ганса Кребса, открывшего этот цикл в тридцатых годах и удостоенного за свое открытие Нобелевской премии в 1953 г.

Реакции цикла лимонной кислоты показаны на рис. 12.6. Ацетилкофермент А передает свою двухуглеродную ацетильную группу четырехуглеродному соединению — щавелевоуксусной кислоте, в результате чего образуется шестиуглеродное соединение — лимонная кислота. Сам кофермент А при этом освобождается и может теперь присоединить новую ацетильную группу. Под действием ряда ферментов от лимонной кислоты отщепляются в виде молекул двуокиси углерода два углеродных атома из шести, а оставшееся четырехуглеродное соединение превращается в конечном счете в новую молекулу щавелевоуксусной кислоты, способную принять новую двухуглеродную ацетильную группу от ацетилкофермента А.

Рис. 12.3. Этапы гликолиза. Главные соединения, вступающие на данный биохимический путь, показаны на цветных плашках, а главные продукты в цветных рамках. Названия ферментов приведены рядом со стрелками, указывающими направление реакции.

1. Фосфатная группа переносится от АТФ на 6-й углеродный атом глюкозы с образованием глюкозо-6-фосфата. Присутствие отрицательно заряженной фосфатной группы не дает молекуле глюкозы диффундировать из клетки через клеточную мембрану. Эта же группа создает на молекуле особый участок узнавания, которым молекула присоединяется к ферменту для следующего превращения. На этом первом этапе гликолиза АТФ не только не образуется, но, напротив, расходуется. Это напоминает запуск насоса; небольшое количество АТФ затрачивается на то, чтобы вызвать ряд процессов, идущих с выделением энергии, которые затем уже дадут «прибыль» в виде АТФ. Другие сахара тоже могут включаться в гликолиз на этом этапе, но для этого они предварительно должны быть превращены в глюкозо-6-фосфат.

2. Молекула перестраивается, превращаясь в другой шестиуглеродный сахар, фруктозо-6-фосфат. Обратите внимание, что в результате такой перестройки первый углеродный атом молекулы оказывается вне кольца.

3. Во второй пусковой реакции еще одна молекула АТФ отдает свою фосфатную группу. Эта группа присоединяется к первому углеродному атому, который на предыдущем этапе остался вне кольца. Образуется фруктозо-1,6-бисфосфат.

4. Фруктозобисфосфат расщепляется на две трехуглеродные молекулы, каждая с фосфатной группой на одном из концов — дигидроксиацетон-3-фосфат и фосfogлициральдегид. Дигидроксиацетон затем также превращается в фосfogлициральдегид.

5. Каждая из двух трехуглеродных молекул присоединяет по одной фосфатной группе (Φ_n) из фонда неорганического фосфата, имеющегося в цитоплазме. Одновременно каждая из них отдает энергию в форме двух водородных атомов. Эти атомы присоединяет окисленный переносчик водорода НАД⁺, но при этом один ион H^+ быстро переходит в окружающий раствор.

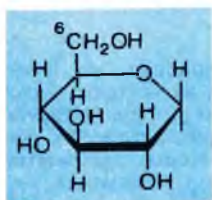
Переносчик же удерживает один H^+ и два электрона, т.е. получается НАД·Н + H^+ . Образовавшиеся на этом этапе трехуглеродные молекулы — это молекулы 1,3-дифосfogлицирата, а связь, показанная волнистой линией (~), принадлежит к числу высокоэнергетических, так что при ее разрыве выделяется достаточно энергии, чтобы из АДФ и Φ_n мог образоваться АТФ.

6. На этом этапе каждая из высокоэнергетических связей разрывается и часть энергии, высвобождающейся при ее разрыве, используется для синтеза одной молекулы АТФ из АДФ и Φ_n .

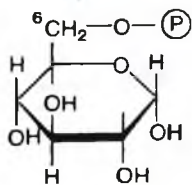
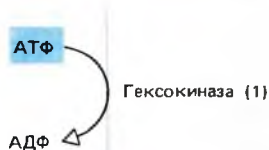
7. Оставшаяся фосфатная группа в каждой молекуле фосfogлицирата переносится к центральному атому углерода этой молекулы.

8. От каждой молекулы фосfogлицирата отщепляется молекула воды и образуется фосfogенолпируват. Это превращение изменяет природу связи, которой присоединена фосфатная группа: связь становится теперь высокоэнергетической.

9. Оставшаяся фосфатная группа переносится от фосfogенолпирувата на АДФ. И в этом случае разрыв высокоэнергетической фосфатной связи поставляет энергию, необходимую для синтеза АТФ из АДФ и Φ_n . Молекула фосfogенолпирувата превращается при этом в молекулу пирувата.

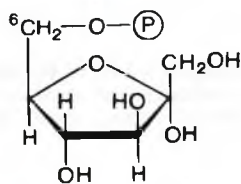


Глюкоза

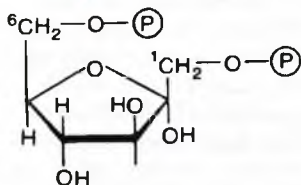
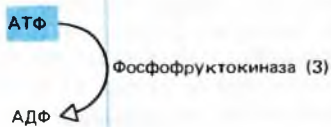


Глюкозо-6-фосфат

Фосфоглюкоизомераза (2)



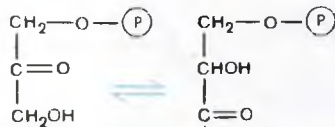
Фруктозо-6-фосфат



Фруктозо-1,6-бисфосфат

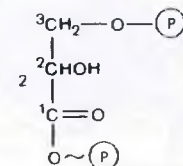
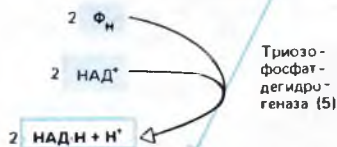
Фруктозо-1,6-бисфосфат

Альдолаза (4)

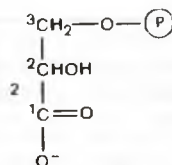


Дигидроксиацетон-3-фосфат

Фосфоглицеральдегид (ФГА)



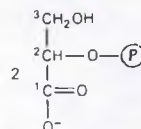
1,3-дифосфоглицерат



3-фосфоглицерат

3-фосфоглицерат

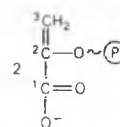
Фосфо-глицеро-мутаза (7)



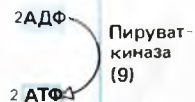
2-фосфоглицерат

Енолаза (8)

2 H_2O



Фосфоенспириват



Пируват

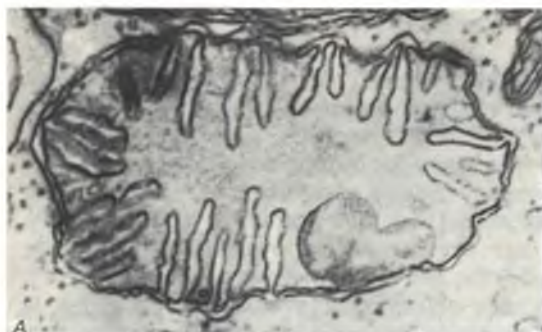


Рис. 12.4. Строение митохондрии. А. Электронная микрофотография, на которой митохондрия видна в поперечном разрезе. Б. Схема, представляющая митохондрию в разрезе, с указанием локализации некоторых ферментов и переносчиков. (А – Biophoto Associates.)



Б

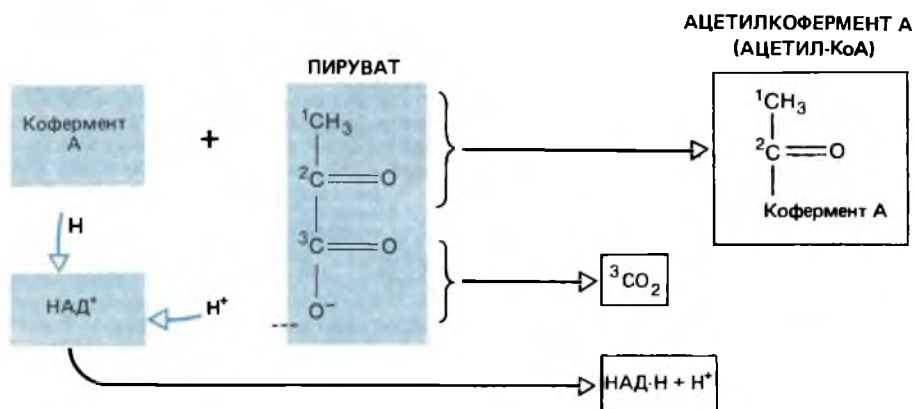


Рис. 12.5. Подготовка к циклу лимонной кислоты. Пируват теряет один из трех своих углеродных атомов (С-3) в виде двуокиси углерода. Кофермент А присоединяет оставшуюся двух-

углеродную ацетильную группу и передает ее в цикл лимонной кислоты. НАД⁺ принимает 2Н, один – от пирувата, а другой – от кофермента А, и превращается в НАД-Н + Н⁺.

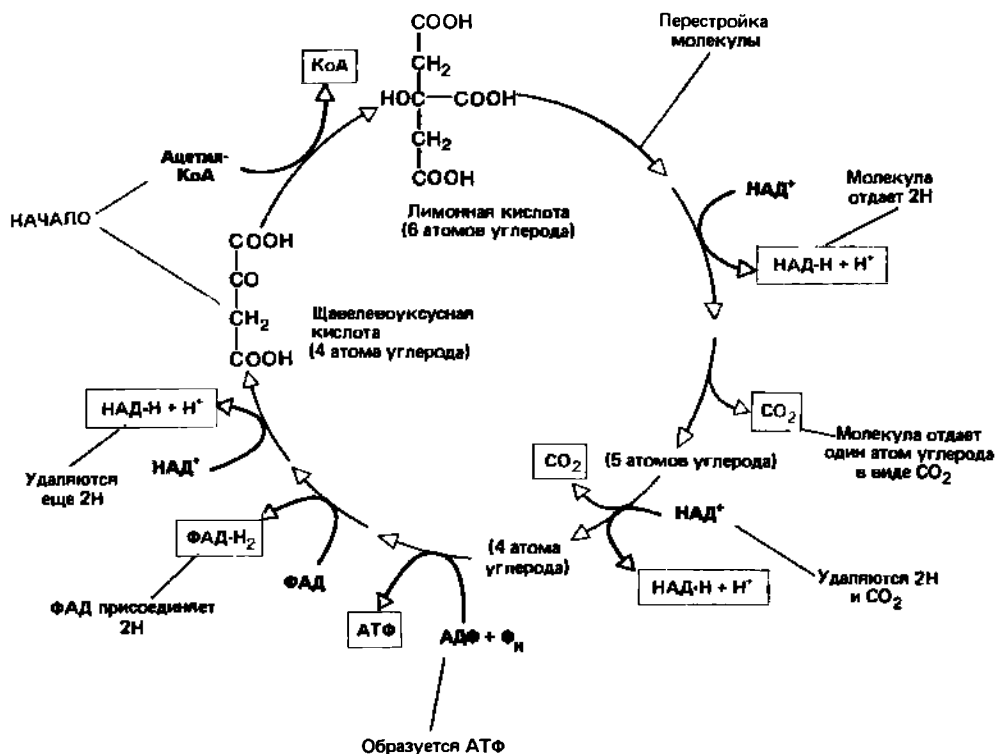


Рис. 12.6. Цикл лимонной кислоты (в упрощенном виде). Не впадайте в панику! Начните там, где стоит слово «Начало», и проследите пооче-

редно за всеми изменениями, двигаясь по часовой стрелке.

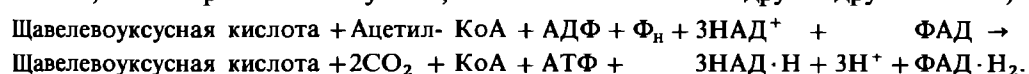
Мы здесь не будем обсуждать подробно цикл лимонной кислоты, но то, что сказано ниже, вам следует запомнить:

1. Выдыхаемая нами двуокись углерода есть побочный продукт. Каждая молекула пирувата, подвергающаяся описанным выше превращениям, отдает все три своих углеродных атома в виде двуокси углерода: одна молекула CO₂ образуется в ходе превращения пирувата в ацетильную группу, а две другие — в цикле лимонной кислоты.

2. Атомы водорода отщепляются на разных этапах цикла лимонной кислоты и передаются акцепторам электронов, НАД⁺ и ФАД, которые при этом превращаются соответственно в НАД·Н + Н⁺ и ФАД·Н₂.

3. Одна молекула АТФ образуется непосредственно в каждом обороте цикла лимонной кислоты.

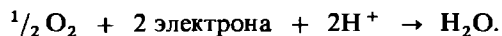
4. Цикл лимонной кислоты можно описать следующим суммарным уравнением (продукты указаны здесь непосредственно под реагирующими веществами, из которых они получены, так что соотнести их друг с другом легко):



12.4. Пополнение H^+ -резервуара. Цепь переноса электронов

Итак, молекула глюкозы, с которой мы начали свое рассмотрение, теперь полностью расщеплена. Часть высвободившейся при этом энергии использована для синтеза АТФ, но в основном эта энергия сосредоточена теперь в нагруженных электронами переносчиках: НАД·Н + H^+ (продукт гликолиза и цикла лимонной кислоты) и ФАД·Н₂ (продукт цикла лимонной кислоты). Каждый из этих переносчиков передает по два атома водорода в цепь переноса электронов, после чего переносчики возвращаются обратно и могут принять новые водородные атомы.

Молекула, присоединяющая эти два атома водорода, находится на внутренней поверхности внутренней митохондриальной мембраны. Она переносит атомы водорода через мембрану на наружную ее поверхность, и здесь они передаются второму переносчику. Однако этот второй переносчик способен передавать только электроны. Он принимает электроны, а освободившиеся ионы H^+ поступают в H^+ -резервуар. Второй переносчик передает два электрона снова через мембрану, но в обратном направлении, так что они уже не могут воссоединиться с ионами H^+ . Здесь, на внутренней поверхности мембраны, их принимает еще один переносчик, способный передавать водородные атомы. Он получает целые атомы в результате присоединения двух новых ионов H^+ к этим двум электронам. (Эти ионы H^+ образуются при диссоциации H_2O на H^+ и OH^-). Электроны совершают затем еще несколько переходов через мембрану в обоих направлениях, причем только переход изнутри наружу происходит в сопровождении ионов H^+ . Все эти переходы поставляют в H^+ -резервуар в общей сложности 64 иона H^+ на каждую исходную молекулу глюкозы. Конечным акцептором электронов является кислород, который принимает электроны плюс соответствующее количество ионов H^+ (опять-таки за счет диссоциации воды) и образует новую молекулу воды:



Электронтранспортная цепь находится во внутренней мембране митохондрий, а H^+ -резервуар — между внутренней и наружной мембранами (рис. 12.7). Энергия запасается путем пополнения этого резервуара ионами H^+ . Эта энергия может затем использоваться для синтеза АТФ. Перемещаясь

Таблица 12.2. Последовательности реакций в процессе дыхания

Последовательности реакций	Исходные соединения	Конечные продукты
Гликолиз	Глюкоза (C_6) (НАД ⁺) (АДФ, Φ_H)	Пируват (C_3) НАД·Н + H^+ АТФ
Подготовка к циклу лимонной кислоты	Пируват (C_3) (Ко-А) (НАД ⁺)	$\{CO_2$ Ацетил-КоА (C_2) НАД·Н + H^+
Цикл лимонной кислоты	Ацетил-КоА (C_2) (АДФ, Φ_H) (НАД ⁺) (ФАД)	CO_2 АТФ НАД·Н + H^+ ФАД·Н ₂
Цепь переноса электронов	$\left. \begin{array}{l} \text{НАД·Н + } H^+ \\ \text{ФАД·Н}_2 \\ O_2 \end{array} \right\}$	H^+ -резервуар → АТФ H_2O

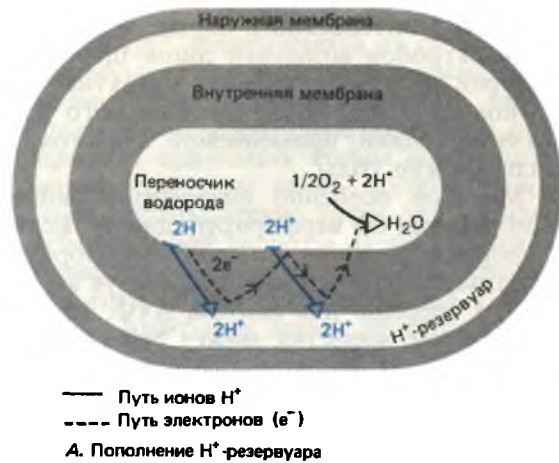


Рис. 12.7. Перенос электронов и синтез АТФ в митохондриях. А. Атомы водорода переносятся через внутреннюю мембрану и разделяются на ее наружной стороне на электроны и ионы H^+ . Ионы H^+ остаются здесь и пополняют H^+ -резервуар, а электроны (e^-) возвращаются обратно, чтобы сопровождать новые ионы H^+ , направляющиеся в H^+ -резервуар; в конечном счете электроны соединяются с кислородом и с другими ионами H^+ , в результате чего образуется вода. Б. Ионы H^+ движутся по каналам в мембране, и их энергия используется для синтеза АТФ, осуществляемого АТФазами.



сквозь каналы в мембране снаружи внутрь, ионы H^+ поставляют АТФазам энергию для синтеза АТФ из АДФ и P_i ¹.

Всякий раз, когда таким путем образуется АТФ, H^+ -резервуар теряет часть накопленной в нем энергии. Резервуар пополняется ионами H^+ благодаря непрерывному потоку электронов, поступающих от $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ и $\text{ФАД} \cdot \text{Н}_2$ и через электронтранспортную цепь.

Химические реакции, из которых слагаются гликолиз и цикл лимонной кислоты, в настоящее время хорошо известны. Что же касается событий, происходящих в цепи переноса электронов, то их точный смысл все еще служит

¹ Обратите внимание, что соответствующие системы ориентированы здесь противоположным образом по сравнению с тем, что мы наблюдали при фотосинтезе. В хлоропластах H^+ -резервуар находится с внутренней стороны внутренней мембраны (внутри тилакоида), а АТФазы — на наружной поверхности этой мембраны. Кроме того, при фотосинтезе электроны движутся в основном от воды, по электронтранспортной цепи, к переносчикам водорода, находящимся с наружной стороны мембраны. При дыхании же переносчики водорода, передающие электроны в электронтранспортную цепь, находятся с внутренней стороны мембраны, и электроны в конечном счете включаются в новые молекулы воды.

предметом интенсивного изучения. Задача осложняется тем, что полный перенос электронов возможен лишь при наличии интактных митохондриальных мембран, а отделить такие интактные мембраны от остальных клеточных компонентов для экспериментального изучения отнюдь не легко. На разработку методики, применяемой в настоящее время для изучения этого пути, ушли многие годы.

Медиков особенно интересуют вещества, повышающие проницаемость мембран, как бы перфорирующие их. Если мембрана перфорирована, то, хотя в процессе дыхания по-прежнему образуются ионы H^+ , часть этих ионов ускользает из H^+ -резервуара, минуя каналы, где АТФаза могла бы использовать их энергию для синтеза АТФ. Клетка, получающая все необходимые ей питательные вещества, может тем не менее буквально умереть с голоду, если в ней не будет достаточного количества АТФ для обеспечения всей ее разнообразной активности. Перфорацию митохондриальных мембран вызывают, например, динитрофенолы — вещества желтого цвета, которые одно время пытались добавлять к различным мучным изделиям, чтобы придать им более «сдобный» вид. Предпринимались также попытки применять эти вещества в качестве средства от ожирения, но попытки эти окончились трагически — несколько человек от такого «лечения» умерло, так как их организм перестал вырабатывать достаточное количество АТФ. Подобное *разобщение* процесса переноса электронов и синтеза АТФ иногда имеет место у животных и в норме. В частности, у животных, впадающих в зимнюю спячку, в клетках бурой жировой ткани большая часть энергии, высвобождаемой во время переноса электронов, расходуется не на синтез АТФ, а на производство тепла.

Сколько же АТФ синтезируется на каждую молекулу глюкозы, расщепляемую в процессе дыхания? Мы уже видели, что чистый выход АТФ при гликолизе равен 2АТФ на одну молекулу глюкозы; еще 2АТФ дает цикл лимонной кислоты. Химио-осмос в митохондриях теоретически способен дать 32 АТФ. Однако некоторое количество энергии должно быть затрачено на выведение АТФ из митохондрий в цитоплазму, т.е. туда, где используется большая часть клеточного АТФ. Эту энергию поставляют ионы H^+ из H^+ -резервуара и, разумеется, те из них, которые используются для транспорта АТФ, уже не могут участвовать в самом синтезе АТФ. Кроме того, неизбежна и некоторая утечка ионов H^+ из H^+ -резервуара. Поэтому в результате химио-осмоса в митохондриях синтезируется и передается в цитоплазму лишь около 21 АТФ на каждую исходную молекулу глюкозы. Это означает, что из всего количества АТФ, образовавшегося при расщеплении каждой молекулы глюкозы, около 84% синтезируется за счет энергии, поступающей из H^+ -резервуара.

12.5. Брожение

При отсутствии или при недостатке кислорода, играющего роль конечного акцептора электронов, электронтранспортная цепь не функционирует, а значит, нет и H^+ -резервуара, способного обеспечить энергией синтез АТФ. В этих условиях многие клетки синтезируют АТФ, расщепляя питательные вещества в процессе брожения. В широко распространенных типах брожения используется путь гликолиза, на котором глюкоза расщепляется до пирувата.

При гликолизе для того, чтобы мог синтезироваться АТФ, акцептор водорода $НАД^+$ должен присоединить атомы водорода и превратиться в $НАД\cdot H$ (см. рис. 12.3). В клетках содержится очень мало $НАД^+$. При наличии кисло-

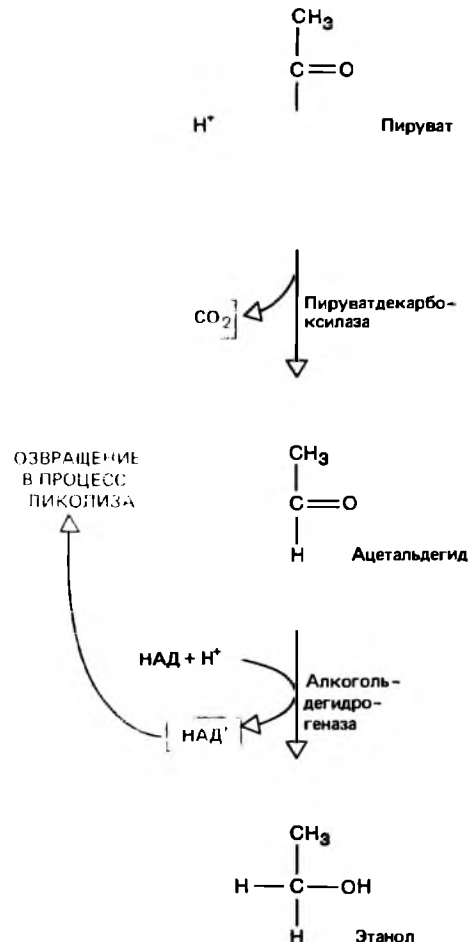
рода НАД·Н быстро передает присоединенные им атомы водорода в цепь переноса электронов и высвободившийся НАД^+ возвращается на путь гликолиза, готовый принять новые атомы водорода, как только будет расщеплена следующая молекула глюкозы. Если же кислорода не хватает для того, чтобы присоединять все электроны по мере того, как они ему передаются, то цепь переноса электронов блокируется и перестает принимать атомы водорода от НАД·Н. А поскольку НАД·Н не может при этом вновь превратиться в НАД^+ , перестают функционировать и те биохимические пути, для которых НАД^+ необходим, т.е. гликолиз и цикл лимонной кислоты. В этих условиях клетки, способные осуществлять брожение, используют вместо цепи переноса электронов какие-либо другие пути для того, чтобы освободить НАД·Н от присоединенных к нему атомов водорода. Благодаря этому достигается желаемый результат: вновь образуется НАД^+ , способный принять новые атомы водорода, отщепляемые в процессе гликолиза, и, значит, гликолиз может продолжаться, т.е. может синтезироваться хотя бы некоторое количество АТФ.

У разных организмов пути брожения различны. Спиртовое брожение было подробно изучено Луи Пастером (Louis Pasteur), когда он занимался химиче-



Рис. 12.8. Дрожжи (одноклеточные грибы). Дрожжи быстро размножаются почкованием. (Biophoto Associates.)

Рис. 12.9. Спиртовое брожение, вызываемое дрожжами. От продукта гликолиза пирувата отщепляется молекула двуокиси углерода, в результате чего образуется ацетальдегид. Ацетальдегид присоединяет два атома водорода от $\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{H}^+$, который при этом снова превращается в НАД^+ , необходимый для того, чтобы в отсутствие O_2 мог продолжаться гликолиз и происходил синтез АТФ.



скими проблемами виноделия. Вино готовят из виноградного сока, к которому добавляют дрожжи – одноклеточные грибы (рис. 12.8). Дрожжи сбраживают сахара, содержащиеся в виноградном соке, расщепляя их до пирувата. Каждая молекула пирувата распадается затем на молекулу двуокиси углерода и молекулу двухуглеродного соединения – ацетальдегида (рис. 12.9). Ацетальдегид присоединяет два атома водорода от $\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$ и превращается в двухуглеродный спирт этанол, или этиловый спирт, – активный ингредиент алкогольных напитков. В результате этого переноса водорода высвобождается НАД^+ , который возвращается в процесс гликолиза и принимает новые водородные атомы, что позволяет дрожжам продолжать синтезировать АТФ.

Брожение продолжается до тех пор, пока дрожжи не израсходуют весь имеющийся в среде сахар. Закупорив бутылку с вином до того, как брожение закончилось, получают игристое вино, потому что в нем все еще продолжается выделение углекислого газа. Играет, как известно, и молодое вино; о таком не до конца перебродившем молодом вине, которое не следует вливать «в мехи ветхие», говорится в Евангелии. Для производства игристого вина типа шампанского вино разливают по очень прочным толстостенным бутылкам и закупоривают их, прежде чем закончится брожение. Пока бутылка закупорена, углекислый газ находится в вине под давлением, оставаясь в растворенном состоянии; когда же ее откупоривают, он выделяется в виде пузырьков. Дрожжи образуют спирт лишь в отсутствие кислорода или при его нехватке; если же кислорода достаточно, то они расщепляют сахар полностью, до двуокиси углерода и воды. Когда в винной бочке брожение идет бурно, быстро выделяющийся углекислый газ оттесняет воздух от поверхности жидкости и не дает кислороду растворяться в вине. Однако, когда брожение замедляется, бочку приходится сразу же запечатывать, чтобы в вино не проник кислород. Если не сделать этого, то бактерии, попадающие в вино из воздуха, используя кислород, превратят спирт в уксусную кислоту. Именно таким способом готовят виноградный уксус (уксусная кислота – это кислота, содержащаяся в уксусе).

Спиртовое брожение, вызываемое дрожжами, служит также и для получения этилового спирта, используемого в качестве топлива. Многие исследователи работают сейчас над выведением рас дрожжей, способных переводить в этиловый спирт больше сахаров, содержащихся в кукурузе и других растительных материалах.

Другой распространенный тип брожения – это процесс, происходящий в организме человека при чрезмерной мышечной нагрузке. В обычных условиях наши клетки снабжаются кислородом, т.е. в них идет процесс дыхания. Однако при большой физической нагрузке **мышцы используют кислород быстрее**, чем кровь успевает его доставлять, и тогда они **синтезируют необходимый для их работы АТФ путем брожения**. В мышцах пируват превращается не в двуокись углерода и спирт (как в дрожжевых клетках), а в трехуглеродное соединение – молочную кислоту, образуемую путем присоединения к пирувату двух водородных атомов от $\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$ (рис. 12.10). Освобождающийся при этом НАД^+ принимает новые атомы водорода, так что гликолиз может продолжаться безостановочно.

Молочная кислота, образующаяся в мышцах, поступает в кровь. Однако накопление больших количеств молочной кислоты вредно для организма. После тяжелой физической нагрузки мы еще некоторое время тяжело дышим – выплачиваем «кислородную задолженность». Молочная кислота посту-

Рис. 12.10. Превращение пирувата в молочную кислоту, происходящее в мышце. Если клетка не получает кислорода, то в ней накапливается $\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{Н}^+$. Пируват, образовавшийся в процессе гликолиза, присоединяет атомы водорода от $\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{Н}^+$ и превращается в молочную кислоту. При этом высвобождается НАД^+ , который возвращается в процесс гликолиза и принимает новые атомы водорода.



пает в печень, где от нее отщепляется водород, т.е. она вновь превращается в пируват. Теперь, когда уже имеется кислород, расщепление пирувата с высвобождением заключенной в нем энергии идет через цикл лимонной кислоты и цепь переноса электронов. Эта энергия расходуется и на то, чтобы превратить большую часть пирувата снова в глюкозу путем обращения гликолиза. Глюкоза вновь поступает в кровь и возвращается в мышцы, где она хранится в форме гликогена.

12.6. Прочие питательные вещества

Большинство клеток, имея в своем распоряжении молекулы всевозможных питательных веществ, можно сказать — полный «шведский стол», все же обычно расщепляет в процессе дыхания глюкозу и именно таким путем синтезирует АТФ. Однако, поскольку запасенная энергия содержится во всех органических веществах, любое из них при соответствующих условиях может быть расщеплено, а значит, может послужить источником энергии для синтеза АТФ.

В гликолиз могут вовлекаться также и многие другие углеводы помимо глюкозы. Полисахариды расщепляются до своих мономерных звеньев, т.е. до простых сахаров, а шестиуглеродные сахара превращаются в глюкозу или фруктозу, которые являются обычными участниками гликолиза.

Жирные кислоты, поступающие в организм с пищей или содержащиеся в нем самом, в гликолиз не вовлекаются; этот путь существует только для углеводов. Путь расщепления жирных кислот включается в процесс дыхания, который мы здесь рассматриваем, на том этапе, где образуется ацетил- CoA . Жирные кислоты расщепляются на двухуглеродные фрагменты, а эти последние, соединяясь с коферментом А, дают ацетил- CoA . Ацетил- CoA подвергается далее превращениям в цикле лимонной кислоты, а образовавшиеся в этом цикле $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ и $\text{ФАД} \cdot \text{Н}_2$ направляются в цепь переноса электронов (рис. 12.11).

Если с пищей поступает избыток аминокислот, то эти избыточные аминокислоты организм может использовать как источник энергии. Белки же самого организма используются лишь в случае очень длительного голодания, после того как израсходованы запасы углеводов и жиров. Аминокислоты,

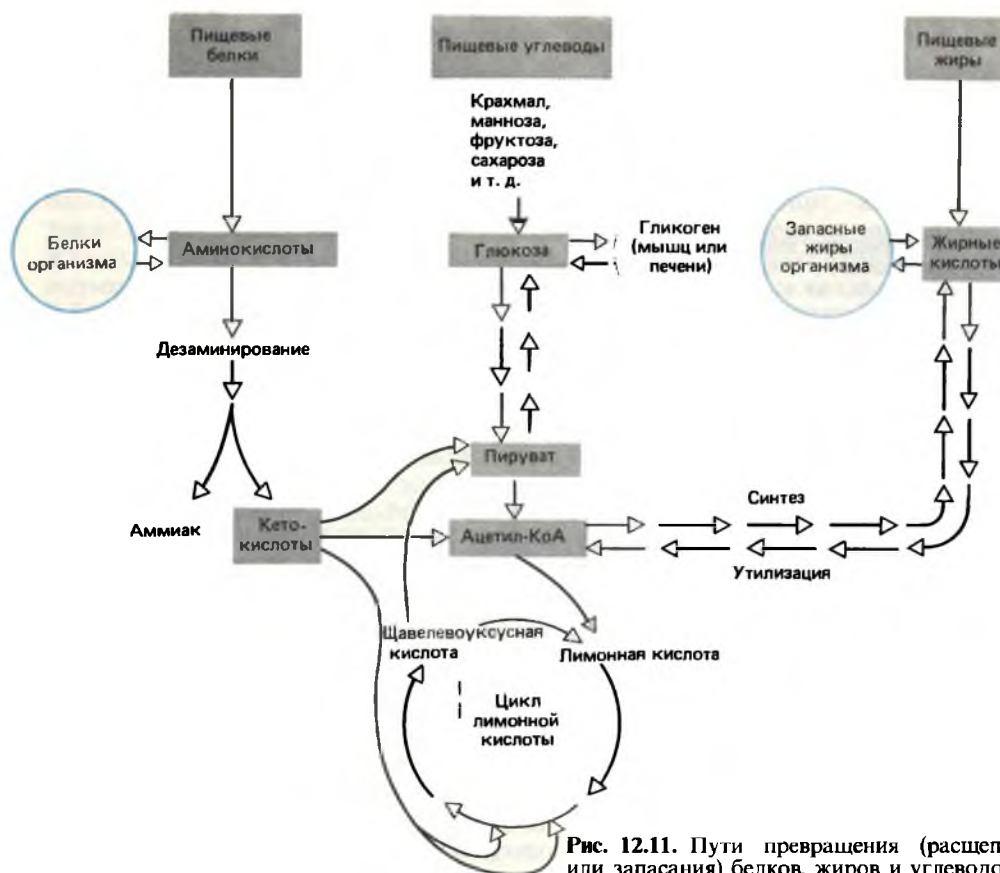


Рис. 12.11. Пути превращения (расщепления или запасаения) белков, жиров и углеводов, потребляемых организмом.

которые не требуются для построения белков, подвергаются деаминации, т.е. от них отщепляются их аминогруппы. После деаминации остается молекула, состоящая из углерода, водорода и кислорода, — тех же элементов, какие входят в состав углеводов и жиров. Строение этой остаточной части у разных аминокислот очень сильно варьирует. У некоторых она близка к пирувату и может включаться в процесс дыхания на соответствующем этапе; распад других дает ацетильные группы, присоединяющиеся к КоА, или приводит к образованию какого-нибудь из компонентов цикла лимонной кислоты.

Все сказанное убеждает нас в том, что цикл лимонной кислоты и цепь переноса электронов составляют общий конечный путь расщепления питательных веществ, приводящего к высвобождению заключенной в них энергии.

Рис. 12.11 показывает, как связаны между собой пути расщепления белков, углеводов и жиров. Из этой же схемы видно, что некоторые из этих путей обратимы. Многие промежуточные продукты цикла лимонной кислоты выступают в качестве промежуточных продуктов и на различных других биохимических путях. Если в процессе дыхания можно в какой-то мере без них обойтись, то они извлекаются из цикла лимонной кислоты и направляются

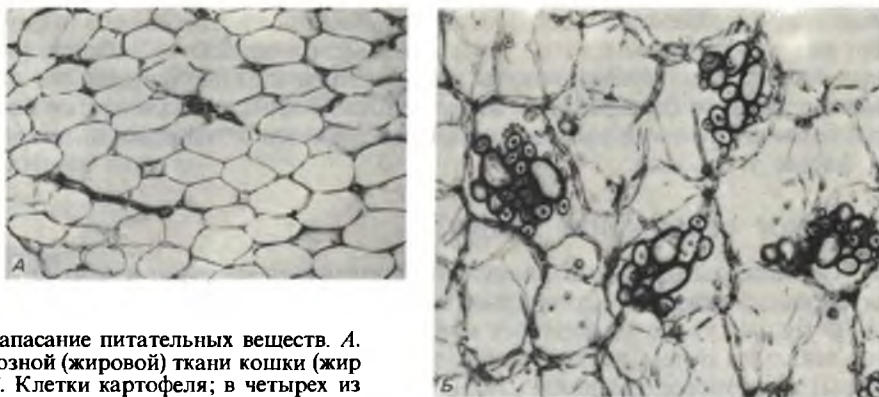


Рис. 12.12. Запасание питательных веществ. А. Клетки адипозной (жировой) ткани кошки (жир бесцветен). Б. Клетки картофеля; в четырех из них видны крахмальные зерна. (Biophoto Associates.)

в процессы биосинтеза. Обратите внимание, что и от углеводов, и от белков также идут пути к отложениям жира. Избыток любой пищи, из чего бы она ни состояла, может в конечном счете осесть в нашем теле в виде запасного жира (триацилглицеролов); это – «сбережения», на которые многим из нас из года в год начисляются сложные проценты. Никакие модные диеты – если только они не ограничивают количества съедаемой пищи – не помогут нам снизить вес; чтобы похудеть, нужно или меньше есть, или больше расходовать энергии – все остальное бесполезно.

Жиры – неполярные соединения, поэтому они отталкивают воду и объединяются в концентрированные жировые капельки. Энергии из них получается в два с лишним раза больше, чем из равного (по весу) количества белков или углеводов (табл. 12.3). Отчасти это объясняется тем, что в молекуле жира выше доля углерод-водородных связей, содержащих больше энергии, чем углерод-кислородная связь (ср. триацилглицеролы на рис. 9.23 с сахарами на рис. 9.19 и с аминокислотами на рис. 9.24). Благодаря неполярной природе жиров и высокому содержанию в них энергии животному организму выгоднее всего хранить большую часть своих энергетических ресурсов в виде жира (рис. 12.12). Впрочем, в печени и мышцах хранится также и небольшое количество углеводов в форме гликогена; это резерв, находящийся, так сказать, всегда под рукой, на случай потребности в мгновенной мобилизации энергии.

У растений энергетические резервы представлены главным образом крахмалом, т.е. углеводом. Углеводы благодаря наличию ОН-групп полярны, и поэтому они притягивают и удерживают много воды. Из-за этого они зани-

Таблица 12.3. Выход энергии от главных питательных веществ

Класс соединений	Состав	Выход энергии	В какой форме запасаются
Углеводы	CH_2O	4 ккал/г	Гидратированной: поглощают много воды
Жиры	C, H, O	9 ккал/г	Гидрофобной: в виде концентрированных жировых капель
Белки	C, H, O, N, (S)	~ 4 ккал/г	Не запасаются

мают при хранении много места, но, поскольку растения в отличие от животных неподвижны и не должны носить свои запасы на себе, лишний вес для них не помеха. Мобилизовать же углеводы для получения из них энергии можно гораздо быстрее, чем жиры. Видимо, этим и объясняется тот факт, что растения в процессе эволюции приспособились к запасанию энергии именно в форме углеводов.

Краткое содержание главы

Организмы обычно запасают и используют энергию в форме АТФ, поэтому жизнь может продолжаться лишь в том случае, если израсходованный АТФ будет тут же замещаться новым. Для синтеза АТФ используется энергия, извлекаемая путем расщепления питательных веществ (главным образом глюкозы) в процессе дыхания.

Гликолиз, составляющий первую стадию расщепления глюкозы, происходит в цитоплазме. Чистый выход гликолиза равен двум молекулам АТФ и двум ($\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$) на одну молекулу глюкозы. Исходная шестиуглеродная молекула глюкозы превращается при этом в две молекулы трехуглеродного соединения – пирувата.

Попав в митохондрию, каждая молекула пирувата превращается в одну молекулу двуокиси углерода и одну двухуглеродную ацетильную группу, присоединяющуюся к коферменту А с образованием ацетил-КоА. Ацетильная группа включается в цикл лимонной кислоты, присоединяясь к четырехуглеродной щавелевоуксусной кислоте, в результате чего образуется шестиуглеродная лимонная кислота. Для расщепления двух ацетильных групп, происходящих от исходной молекулы глюкозы, требуется два оборота цикла лимонной кислоты. В каждом обороте цикла два атома углерода высвобождаются в виде двуокиси углерода и несколько переносчиков водорода присоединяют по паре водородных атомов. Кроме того, в каждом обороте цикла образуется одна молекула АТФ. Промежуточные продукты цикла превращаются в конечном счете снова в щавелевоуксусную кислоту, которая может вновь вступать в реакцию с ацетил-КоА и присоединять новые ацетильные группы.

Переносчики, нагруженные в гликолизе и в цикле лимонной кислоты, передают эти атомы водорода в цепь переноса электронов, находящуюся во внутренней митохондриальной мембране. Электроны несколько раз проходят через мембрану в том и в другом направлении, причем всякий раз на пути к H^+ -резервуару их сопровождают ионы H^+ . Конечным акцептором электронов является O_2 , который присоединяет еще и ионы H^+ , что приводит к образованию воды. H^+ -резервуар, роль которого играет пространство между внутренней и наружной митохондриальными мембранами, поставляет энергию для синтеза АТФ из АДФ и F_H .

Если кислорода не хватает для того, чтобы присоединять электроны, поступающие по электронтранспортной цепи, то в некоторых клетках вместо дыхания происходит брожение, при котором клетки довольствуются таким скудным источником энергии, как гликолиз. В этих условиях дрожжи превращают образующийся во время гликолиза пируват в двуокись углерода и спирт, а в мышцах пируват превращается в молочную кислоту. В обоих случаях НАД^+ , освободившийся от водорода, возвращается в процесс гликолиза, где он может вновь присоединить водород. Благодаря этому продолжается и сам гликолиз, и синтез АТФ.

Глюкоза – главное соединение, расщепляемое в процессе дыхания, однако источником энергии для синтеза АТФ в организме может служить любое органическое вещество. Взаимосвязанные пути расщепления питательных веществ используются и для синтеза. Белки и углеводы, поступающие с пищей в избытке, могут превращаться в жиры и запасаться в организме вместе с избытком пищевых жиров.

Проверьте себя

1. Главными конечными продуктами цикла лимонной кислоты являются:
 - а) двуокись углерода и кислород;
 - б) двуокись углерода и $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$;
 - в) щавелевоуксусная кислота и пируват;
 - г) щавелевоуксусная кислота и АДФ;
 - д) щавелевоуксусная кислота, $\text{НАД} \cdot \text{H}$ и АДФ.
2. При наличии кислорода $\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$ от гликолиза направляется:
 - а) в цепь переноса электронов;
 - б) к воде;
 - в) в цикл лимонной кислоты;
 - г) к запасным жирам;
 - д) к пирувату.
3. Роль кислорода в процессе клеточного дыхания состоит в:
 - а) образовании двуокиси углерода;
 - б) высвобождении энергии из H^+ -резервуара;
 - в) превращении пирувата в ацетил-КоА;
 - г) присоединении водорода с образованием воды;
 - д) соединении с $\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$
4. Цепь переноса электронов находится:
 - а) во внутренней митохондриальной мембране у эукариот и в клеточной мембране у прокариот;
 - б) во внутренней митохондриальной мембране у эукариот и в цитоплазме у прокариот;
 - в) в наружной митохондриальной мембране у эукариот и в цитоплазме у прокариот;
 - г) в цитоплазме у эукариот и у прокариот.
5. Общая особенность брожения в дрожжевых клетках и в мышцах состоит в образовании:
 - а) большого количества двуокиси углерода;
 - б) спирта;
 - в) НАД^+ из $\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$
 - г) ацетил-КоА;
 - д) молочной кислоты.
6. Полное расщепление одной молекулы глюкозы в процессе дыхания в мышце дает около 25 молекул АТФ; при брожении чистый выход составляет _____ молекул АТФ на молекулу глюкозы. Следовательно, из-за недостатка кислорода мышца временно лишается _____ % энергии, которую она могла бы извлечь из расщепляемой молекулы глюкозы.

Вопросы для обсуждения

1. Сравните фотосинтез (гл. 11) и клеточное дыхание. Укажите черты сходства и различия между этими процессами в отношении исходных соединений и конечных продуктов, промежуточных продуктов и прочих необходимых веществ, потока энергии и т. д.
2. Почему фотосинтезирующее растение нуждается в клеточном дыхании? Все ли его клетки дышат?
3. Амигдалин (летрил) в свое время усиленно рекомендовали в качестве противоопухолевого средства. Под действием пищеварительных ферментов амигдалин распадается с выделением цианида. Известны случаи, когда больные, принимавшие слишком большие дозы амигдалина, умирали от отравления цианидом. Цианид инактивирует определенные компоненты цепи переноса электронов. Как вы объясните его токсическое действие?
4. Почему пищевые продукты, содержащие много жиров, стоят дороже, чем продукты, состоящие главным образом из углеводов?
5. Утверждают, что некоторые «натуральные» сахара, например фруктоза, не способны вызвать столь сильное ожирение, как, скажем, глюкоза или сахароза. Что вы можете сказать по этому поводу?

Очерк. Пастер и дрожжи

Слово «энзим» (синоним слова «фермент») в переводе с греческого означает «в дрожжах». Почти все ранние исследования, касавшиеся ферментов и их действия, предпринимались с целью понять природу спиртового брожения, т. е. процесса, лежащего в основе изготовления вина. Еще в 1785 г. Академия наук во Флоренции объявила награду за теорию брожения, на основе которой можно было бы разработать способы предохранения вина от порчи при перевозках. Однако ничего реального в этой области так и не было сделано до тех пор, пока французские виноделы не обратились к Луи Пастеру с просьбой заняться изучением явления, известного под названием *l'amer* (прогоркание, прокисание), которое губило ежегодно большие количества лучшего бургундского вина.

Пастер на основе своих исследований пришел к заключению, что брожение происходит только в присутствии живых дрожжей. Либих — знаменитый немецкий химик — считал брожение чисто химическим процессом. Он убивал дрожжевые клетки кипячением, а затем проверял, будут ли они после этого сбраживать сахар. Поскольку брожения при этом не происходило, был сделан вывод, что ферменты — это катализаторы, неспособные функционировать вне живой клетки. Мы теперь знаем, что ферменты могут действовать и вне клетки и что Либих, убивая клетки кипячением, одновременно разрушал и нормальную структуру (т. е. правильное свертывание) полипептидных цепей ферментов, лишая их тем самым активности. Пастер обнаружил, что порча вина вызывается бактериями. Микроскопические исследования показали, что вино портится, если в нем оказалось больше бактерий, чем дрожжей. Порчу вина можно предотвратить, более тщательно соблюдая чистоту, в частности применяя стерилизацию сернистым ангидридом, что в наше время стало обычной процедурой на многих этапах приготовления вина. Пастер выяснил также, по-

чему при брожении доступ воздуха должен быть исключен: винные дрожжи в отсутствие кислорода образуют спирт, но при наличии кислорода другие расы дрожжей и бактерии, превращающие спирт в уксусную кислоту ($\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH} \rightarrow \text{CH}_3\text{COOH}$), растут быстрее, чем винные дрожжи, и вино превращается в уксус.

Пастер любил доброе вино и много лет посвятил изучению различных видов брожения и процессов созревания вина. Его труд «*Etudes sur le Vin*», опубликованный в 1866 г., революционизировал виноделие, впервые поставив его на научную основу.

Глава 13

Происхождение жизни

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Назвать две причины, по которым трудно допустить возможность самопроизвольного зарождения жизни на Земле в наше время.
2. Указать главные различия в составе земной атмосферы на ранних этапах существования Земли и в настоящее время.
3. Объяснить, почему для теории происхождения жизни, изложенной в этой главе, важное значение имеет фактор времени.
4. Проследить отдельные этапы, из которых мог бы слагаться процесс возникновения жизни на Земле, — от образования органических веществ до появления такой функции, как дыхание; какими мы располагаем доказательствами в пользу того, что эти этапы действительно могли иметь место?
5. Охарактеризовать значение эволюции фотосинтеза и дыхания в общей эволюции жизни.
6. Перечислить изменения, вызванные в окружающей среде живыми организмами, и объяснить, как изменения среды, происходящие в последнее время, влияют на эволюцию ныне живущих организмов.

Если бы можно было проследить происхождение живых организмов до самых его истоков, то перед нами предстал бы длинный ряд клеток, простирающийся в глубь веков. Каждая такая клетка произошла в свое время путем деления от другой, ранее существовавшей клетки... но откуда взялась первая клетка?

Большинство ученых в наше время считают, что случайные химические события, совершавшиеся на протяжении миллиарда с лишним лет, привели к образованию скоплений химических веществ, которые становились все сложнее и сложнее и все больше и больше походили на нечто живое; некоторые из таких скоплений в конце концов превратились в клетки. Мы здесь изложим кратко эту теорию и приведем некоторые данные, говорящие в ее пользу.

13.1. Самопроизвольное зарождение

На протяжении тысячелетий люди верили в *самопроизвольное зарождение жизни*, считая его обычным способом появления живых существ из неживой материи. Аристотель писал, что лягушки и насекомые заводятся в сырой по-

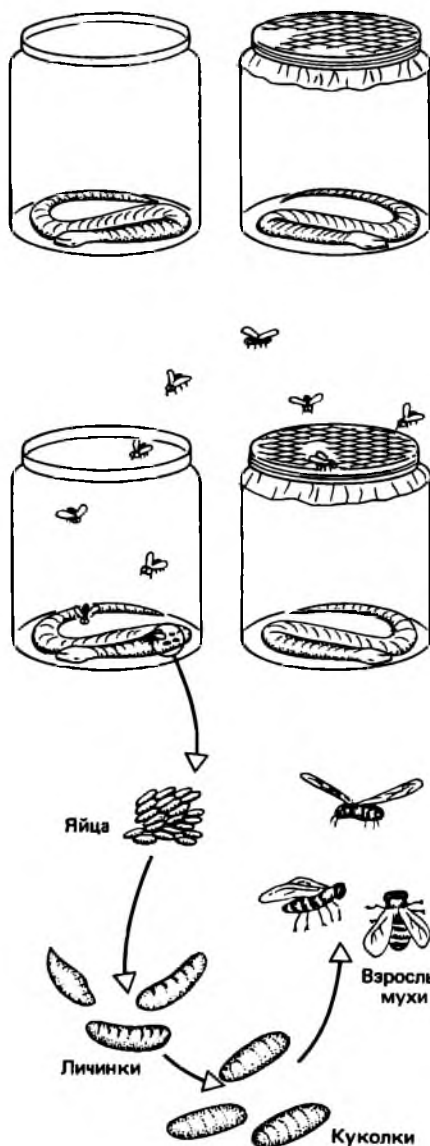


Рис. 13.2. Портрет Луи Пастера (1822–1895), которого называют отцом микробиологии за его выдающиеся работы по изучению бактерий, дрожжей и других микроорганизмов. (Smithsonian Institution.)

Рис. 13.1. Опыт Франческо Реди (1668 г.). Некоторые из банок, в которых лежали мертвые змеи, были накрыты кисеей, тогда как другие оставались открытыми. Личинки мух появились только в открытых банках; в закрытых их не было. Реди объяснил это тем, что мухи проникали в открытые банки и откладывали здесь яйца, из которых вылуплялись личинки (цикл развития мухи см. в нижней части рисунка). В накрытые банки мухи проникнуть не могли, и потому ни личинок, ни мух в этих банках не оказалось.

чве; другие авторы сообщали, что в стоячих водах зарождаются черви и водоросли, а в протухшем мясе – личинки мух.

В 1668 г. итальянец Франческо Реди (Francesco Redi) произвел опыт, который нанес теории самопроизвольного зарождения первый ощутимый удар. Реди поместил мертвых змей в стеклянные банки; одни банки он накрыл кисеей, а другие оставил открытыми. Вскоре налетели мухи и отложили яйца на мертвых змей в открытых банках; из яиц вывелись личинки. В накрытых банках личинок не оказалось: здесь мухи садились на кисею и откладывали яйца на нее (рис. 13.1). Эти и другие сходные опыты в конце концов убедили почти



Рис. 13.3. Колбы с изогнутым горлышком, применявшиеся в опытах Пастера. Воздух свободно входил через открытый кончик трубки, но он не мог достаточно быстро пройти по изогнутой ее части, увлекая за собой относительно тяжелые бактерии. Бактерии или другие находившиеся в воздухе клетки оседали в этой нижней изогнутой части горлышка, тогда как воздух проходил дальше и поступал в саму колбу. Проникнуть в колбу и вызвать разложение бульона бактерии могли лишь в том случае, если горлышко колбы отламывали.

всех в том, что растения и животные появляются только из семян или из яиц, образуемых родительскими особями, и не могут возникнуть из неживой материи.

В конце XVII в. голландец Антони ван Левенгук (Antoni van Leeuwenhoek), занимавшийся шлифованием оптических стекол, создал микроскоп и с его помощью обнаружил, что в прудах и канавах, в почве и во многих других местах, не исключая и его собственное тело, обитают крошечные организмы, невидимые простым глазом. Левенгук высказал предположение, что эти микроорганизмы, или «анималькулы», как он их назвал, происходят от себе подобных.

Ладзаро Спалланцани (Lazzaro Spallanzani), живший в XVIII в., разделял это мнение и решил опытным путем доказать, что микроорганизмы (бактерии, плесень и т. п.), часто в изобилии обнаруживаемые в мясном бульоне, самопроизвольно в нем не зарождаются. Для этой цели он наполнял колбы крепким бульоном, запаивал их на огне и потом кипятил. После этого в большей части колб микроорганизмы отсутствовали. (Теперь мы знаем, что есть бактерии, образующие покоящиеся споры, которые выдерживают кипячение и через некоторое время прорастают; этим и объяснялось появление микроор-

ганизмов в некоторых колбах Спалланцани.) Основываясь на своих опытах, Спалланцани утверждал, что микроорганизмы не могут зарождаться самопроизвольно. Противники же этой точки зрения уверяли, что в опытах Спалланцани воздух в закрытых колбах стал почему-то непригодным для жизни или же что кипячение разрушило какие-то жизненно важные молекулы, необходимые для того, чтобы неживая материя могла превратиться в живую.

В середине XIX в. теории самопроизвольного зарождения был нанесен сокрушительный удар. Это сделали Луи Пастер (Louis Pasteur) во Франции и Джон Тиндаль (John Tyndall) в Англии. Они показали, что бактерии распространяются по воздуху и что если воздух, попадающий в колбы с простерилизованным бульоном, свободен от них, то бактерии в бульоне не заведутся. Пастер пользовался для этого колбами с изогнутым S-образным горлышком, которое служило для бактерий ловушкой, тогда как сам воздух свободно проходил в колбу и выходил из нее (рис. 13.3). Тиндаль стерилизовал воздух, поступающий в колбы, пропуская его сквозь пламя или через слой ваты. К концу семидесятых годов прошлого века практически все ученые, за исключением разве что самых упрямых, признали, что живые организмы любого размера происходят только от других живых организмов, а это означало возвращение все к тому же вопросу: откуда взялись первые живые организмы?

13.2. Условия, необходимые для возникновения жизни

Часто приходится сталкиваться с утверждением, будто Пастер опроверг теорию самопроизвольного зарождения. Между тем сам Пастер заметил однажды, что его двадцатилетние безуспешные попытки выявить хотя бы один случай самопроизвольного зарождения отнюдь не убедили его в том, что самопроизвольное зарождение невозможно. В сущности Пастер лишь доказал, что жизнь в его колбах за то время, пока длился опыт, и в тех условиях, которые были для этого выбраны (стерильная питательная среда, чистый воздух), действительно не зарождалась. Однако он вовсе не доказал, что жизнь не могла возникнуть из неживой материи никогда, ни при каком сочетании условий.

Действительно, в наше время ученые полагают, что жизнь возникла из неживой материи, но только в условиях, резко отличающихся от нынешних, и на протяжении периода, длившегося сотни миллионов лет. Многие считают появление жизни обязательным этапом эволюции материи и допускают, что это событие происходило неоднократно и в разных частях Вселенной.

При каких условиях может возникнуть жизнь? Есть, видимо, четыре главных условия, а именно: наличие определенных химических веществ, наличие источника энергии, отсутствие газообразного кислорода (O_2) и безгранично долгое время. Из необходимых химических веществ вода имеется на Земле в изобилии, а прочие неорганические соединения присутствуют в горных породах, в газообразных продуктах извержений вулканов и в атмосфере. Но, прежде чем говорить о том, как из этих простых соединений могли бы за счет различных источников энергии образоваться органические молекулы (в отсутствие живых организмов, которые производят их теперь), обсудим третье и четвертое условия.

Время. В гл. 9 мы видели, что если при наличии фермента то или иное превращение данного количества вещества завершается за одну-две секунды, то в отсутствие фермента для того же превращения могли бы потребоваться миллионы лет. Разумеется, и до появления ферментов химические реакции

ускорялись в присутствии источников энергии или различных других катализаторов, но все же они протекали крайне медленно. После того как простые органические молекулы появились, они должны были еще объединяться во все более крупные и сложные структуры, а вероятность того, что это произойдет, да еще и при надлежащих условиях, кажется поистине ничтожной.

Однако при наличии достаточного времени даже и самые маловероятные события должны рано или поздно произойти. Если, например, вероятность того, что какое-нибудь событие произойдет в течение одного года, составляет 0,001, то вероятность того, что оно не произойдет в течение одного года равна 0,999, в течение двух лет $-(0,999)^2$, а в течение трех $-(0,999)^3$. Из табл. 13.1 видно, сколь мала вероятность того, что это событие не произойдет хотя бы однажды за 8128 лет. И наоборот, чрезвычайно велика вероятность (0,9997) того, что оно произойдет за этот срок хотя бы однажды, а это могло бы уже оказаться достаточным для возникновения жизни на Земле. Вероятность событий, от которых зависело возникновение жизни, была, очевидно, гораздо ниже, чем 0,001, но зато и времени для этого было неизмеримо больше. Земля, как полагают, образовалась приблизительно 4,6 млрд. лет назад, а первые известные нам остатки прокариотических клеток обнаружены в горных породах, сформировавшихся на 1,1 млрд. лет позднее. Таким образом, сколь ни маловероятным представляется появление живых систем, времени для этого было настолько много, что оно, по-видимому, было неизбежным!

Отсутствие газообразного кислорода. Жизнь, несомненно, могла возникнуть лишь в то время, когда в земной атмосфере не было или почти не было O_2 . Кислород взаимодействует с органическими веществами и разрушает их или лишает их тех свойств, которые делали бы их полезными для предбиологических систем. Это происходит медленно, но все же гораздо быстрее, чем протекали реакции, в результате которых должно было происходить образование органических веществ на первобытной Земле до появления жизни. Поэтому если бы органические молекулы на первобытной Земле соприкасались с O_2 , то они существовали бы недолго и не успевали бы образовывать более сложные структуры. В этом одна из причин того, что самопроизвольное зарождение жизни из органического вещества в наше время невозможно. (Вторая причина в том, что в наши дни свободные органические вещества поглощаются бактериями и грибами еще до того, как их успевает разрушить кислород.)

Геология учит нас, что древнейшие породы образовались на Земле в то время, когда ее атмосфера еще не содержала O_2 . Атмосферы самых больших планет нашей Солнечной системы, Юпитера и Сатурна, состоят главным образом из газообразного водорода (H_2), воды (H_2O) и аммиака (NH_3). Первичная земная атмосфера могла иметь такой же состав, но водород, будучи очень легким, вырывался, вероятно, из сферы притяжения Земли и рассеивался

Таблица 13.1. Вероятность того, что данное событие не произойдет

Если вероятность того, что данное событие не произойдет	0,999
в течение одного года, равна	0,998
то для 2 лет она равна	0,997
» 3 » » »	0,996
» 4 » » »	0,359
» 1024 » » »	0,129
» 2048 » » »	0,017
» 4096 » » »	0,000276
» 8128 » » »	

в космическом пространстве. Солнечное излучение, гораздо более интенсивное на Земле, чем на внешних планетах, должно было вызывать разложение аммиака на H_2 (тоже ускользавший в космическое пространство) и газообразный азот (N_2). В то время когда на Земле зарождалась жизнь, земная атмосфера состояла, вероятно, главным образом из водяных паров, двуокиси углерода и азота с небольшой примесью других газов при почти полном отсутствии O_2 . Практически весь кислород, содержащийся в атмосфере в настоящее время, — это продукт фотосинтеза, происходящего в живых растениях.

13.3. Поиски истоков жизни

Мы, конечно, не можем перенестись в те далекие времена, и увидеть, какой была первобытная Земля на самом деле, но можем высказать на этот счет кое-какие разумные догадки. В 1924 г. советский ученый Александр Опарин опубликовал работу, в которой он изложил свои представления о том, как могла возникнуть жизнь. Мысль Опарина подхватил и развил в 1929 г., еще до появления перевода его работы на английский язык, англичанин Дж. Холдейн (J. B. S. Haldane). Дальнейшие исследования в этой области подтвердили идеи обоих ученых.

В 1953 г. Стэнли Миллер (Stanley Miller), только что окончивший университет, занялся экспериментальной проверкой этой новой гипотезы возникнове-



Рис. 13.4. Прибор, использованный Миллером для воспроизведения условий, существовавших на первобытной Земле. Стеклоный шар величиной с футбольный мяч содержит «атмосферу» — смесь аммиака (NH_3), метана (CH_4) и газообразного водорода (H_2). Искровые разряды между электродами имитируют молнии — ис-

точник энергии. Вода представляет «океан»; ее нагревают, и тогда в «атмосферу» поступают водяные пары, которые затем охлаждаются в конденсаторе, чтобы имитировать дождь. Этот опыт настолько прост, что его вполне могут повторить учащиеся средней школы.

ния жизни. Миллер создал прибор, с помощью которого можно было в миниатюре воспроизвести условия, существовавшие на первобытной Земле, в том числе ее «океан» и первичную «атмосферу» (рис. 13.4). («Атмосферой» в этой модели служила смесь газообразного водорода, аммиака и метана, поскольку по тогдашним представлениям первичная атмосфера состояла именно из этих газов.) В камеру с «атмосферой» были вмонтированы электроды для получения электрических разрядов, имитировавших молнии, – возможный источник энергии для химических реакций на первобытной Земле. Потребовалась всего неделя, чтобы в «океане» обнаружилось много различных органических соединений. Особое волнение у исследователей вызвало присутствие в этой смеси таких соединений, как аминокислоты. Ведь аминокислоты – это строительные блоки белков, а ученые как раз незадолго перед тем осознали, сколь важную роль играют белки в различных видах активности живых клеток (см. разд. 9.11). Аналогичные опыты ставили после Миллера и другие исследователи, более или менее правдоподобно имитируя в них первичную атмосферу и используя иные источники энергии (табл. 13.2). При отсутствии кислорода во всех этих опытах удавалось получить широкий набор различных органических продуктов; среди них имелось и много таких, которые в миллеровской смеси не обнаруживались.

Эти соединения образуются и в настоящее время в тех случаях, когда газообразные продукты извержения вулканов и лава вступают в реакцию с водой. Кроме того, различные органические соединения обнаруживаются также в метеоритах и в атмосфере других планет. Все это подтверждает, что органические вещества могли образоваться на первобытной Земле без участия живых организмов. В отсутствие кислорода, который мог бы их разрушить, а также бактерий и грибов, которые использовали бы их в качестве пищи, эти вещества должны были накапливаться в первобытном океане до тех пор, пока весь он не превратился, по выражению Холдейна, в «теплый разбавленный бульон».

Следующим шагом было образование более крупных полимеров из малых органических мономеров. Для образования полимеров опять-таки требовалась энергия. Требовалось также, чтобы воды при этом было не слишком много, потому что вода служит исходным соединением для гораздо более быстрой обратной реакции, а именно для реакции расщепления полимеров на мономеры. Чтобы сохранять стабильность, смесь короткоцепочечных полимеров должна содержать как можно меньше воды.

Сидней Фокс (Sidney Fox) подверг нагреванию сухую смесь аминокислот и получил таким образом – с помощью тепловой энергии – цепи из аминокислот, которые были названы *протеиноидами* (т. е. белковоподобными веществами). (На первобытной Земле образование таких протеиноидов могло происходить в лужах, остававшихся после отлива, когда в жаркие солнечные дни вода в них испарялась.) Некоторые протеиноиды способны, подобно ферментам,

Таблица 13.2. Возможные источники энергии для образования органических веществ без участия живых организмов

Молнии
Ультрафиолетовое излучение
Космические лучи
Радиоактивные частицы
Ударные волны от метеоритов, попадающих в земную атмосферу
Тепло (от вулканов, горячей лавы, горячих источников, гейзеров)

катализировать определенные химические реакции; возможно, именно эта способность была главной чертой, определившей их последующую эволюцию вплоть до возникновения настоящих ферментов. Другие исследователи также получали полимеры посредством реакций, в которых катализаторами служили глины.

13.4. Образование агрегатов

Короткоцепочечные полимеры в высшей степени нестабильны и при добавлении воды обычно снова распадаются на мономеры. Более длинные цепи, однако, стремятся свертываться и стабилизируются благодаря притяжению между отдельными частями молекулы; дождь или прилив, уносивший такие длинноцепочечные полимеры в море, уже, вероятно, не могли разрушить их.

Действительно, если смешать в воде различные виды полимеров, то они могут объединиться и образовать более крупные структуры (рис. 13.5). Какими свойствами должен был обладать подобный агрегат, чтобы он мог превратиться в клетку? Мы знаем три главных свойства всех современных клеток, и ясно, что предшественники настоящих клеток должны были обладать хотя бы зачатками этих свойств. Они должны были иметь:

1. Липидно-белковую мембрану, отделяющую клетку от окружающей среды и осуществляющую обмен различными веществами между клеткой и средой.

2. Белки, способствующие этому обмену со средой, выполняющие роль структурных компонентов и (это самое главное) катализирующие бесчисленные биохимические реакции клетки.

3. Нуклеиновые кислоты, содержащие информацию для синтеза совершенно определенных белков.

Агрегаты действительно обнаруживают какие-то следы всех упомянутых признаков. В силу своих особых химических свойств присутствующие в смеси

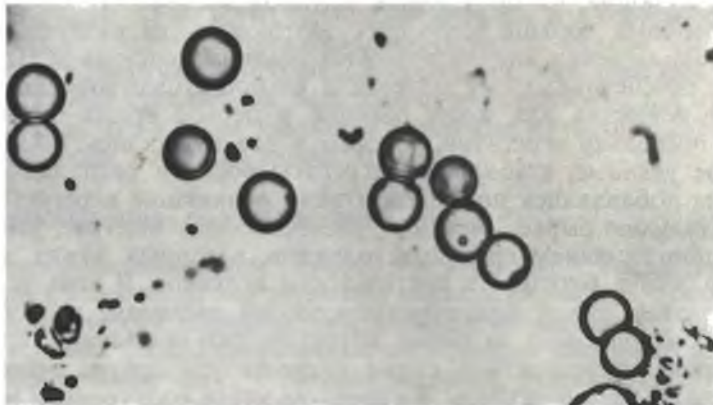


Рис. 13.5. Эти «микросферы» диаметром 1–2 мкм представляют собой агрегаты, образовавшиеся при добавлении воды к протеиноидам. Протеиноиды были получены путем слабого нагревания сухой смеси аминокислот. Микросферы покрыты двойным слоем белка.

Они избирательно поглощают из окружающей среды различные вещества, в том числе короткие нуклеотидные полимеры. Кроме того, в них катализируются различные химические реакции. (Sidney Fox.)

липиды образуют на поверхности агрегатов оболочки (см. разд. 10.3). Агрегаты (даже если они и не имеют липидной оболочки) избирательно поглощают вещества из окружающей воды, так что многие малые молекулы накапливаются в них в весьма значительной концентрации. Некоторые агрегаты легко поглощают полимеры, состоящие из нуклеотидов (предшественников нуклеиновых кислот, которые являются носителями генетической информации в современных клетках). Кроме того, агрегаты проявляют способность катализировать различные химические реакции, в том числе и объединение малых молекул в полимеры. Свои внутренние полимеры они стабилизируют, снижая их склонность к распаду на мономерные звенья. Накапливая в себе различные вещества, агрегаты в конце концов достигают слишком больших размеров и распадаются на отдельные фрагменты.

Все эти свойства, конечно, крайне интересны, но нам следует всегда помнить о той пропасти, которая отделяет эти простые молекулярные агрегаты от настоящих живых клеток. Как писал А.И. Опарин, путь, пройденный природой от этих исходных систем протобионтов до наиболее примитивных бактерий, .. ничуть не короче и не проще, чем путь от амобы до человека¹.

13.5. Возникновение метаболизма

Мы уже видели (гл. 11 и 12), что в живых клетках осуществляется ряд сложных химических превращений, состоящих из многих этапов. Совокупность всех химических реакций в живой клетке объединяют понятием «метаболизм»; сюда входит дыхание, высвобождающее энергию из питательных веществ; использование энергии для движения, для синтеза полимеров и для накопления веществ, поступающих в клетку из среды; и, наконец, превращения одних веществ в другие, после чего они используются, запасаются или выводятся из клетки.

Изучение агрегатов позволяет нам представить себе, как могли возникнуть сложные биохимические пути метаболизма. Для того чтобы подобные агрегаты превратились в живые организмы, потребовались многие миллионы лет химической эволюции, на протяжении которой шел отбор химических комбинаций, способных дольше всего просуществовать, не разрушаясь. Присутствие в агрегате молекул, катализирующих реакции, которые делали его более стабильным, обеспечивало ему более длительное существование.

Исходные вещества для таких реакций в первое время были, вероятно, в изобилии, поскольку агрегатов, которые в них нуждались, было еще мало. Однако такие удачные, стабильные, агрегаты росли и распадались на фрагменты; к ним добавлялись новые спонтанно возникшие агрегаты, и в конце концов необходимое сырье, очевидно, расходовалось быстрее, чем оно образовывалось под влиянием грозовых разрядов, в теплых лужах, остающихся после отлива, или в результате деятельности вулканов. В этих условиях должен был начаться отбор, благоприятствующий системам, способным более эффективно конкурировать за сырье, которого уже не хватало, или же системам, способным превращать в сырье какие-нибудь другие вещества, в которых недостатка не ощущалось. В конечном итоге конкуренция между системами, способными использовать эти другие вещества, должна была истощить

¹ Здесь допущена «поэтическая вольность»; сказанное, разумеется, не означает, что амeba была прямым предком человека.

и их запасы. Теперь преимущество получили уже системы, способные превращать какие-то третьи вещества во вторые, а вторые – в первые. При каждом повторении всей этой последовательности событий метаболические пути становились длиннее. Преимуществом при отборе должны были пользоваться те системы, у которых катализаторы, осуществлявшие различные реакции, действовали быстрее всего: эти системы могли быстрее других накапливать необходимое им сырье, расти и размножаться.

В гл. 11 и 12 мы познакомились с тем, как нынешние эукариотические клетки улавливают и используют энергию в процессах фотосинтеза и дыхания. Попробуем теперь представить себе, как в процессе эволюции могли образоваться такие метаболические системы, обеспечивающие клетки энергией.

Биологам уже давно известно, что энергию для химических реакций в живых клетках поставляет АТФ (разд. 11.2). Вначале было высказано предположение, что первые агрегаты получали энергию, поглощая АТФ из окружающего «бульона», в котором он синтезировался из неорганических соединений. Позже, однако, выяснилось, что все клетки обладают способностью запасать энергию, перекачивая ионы H^+ с одной стороны мембраны на другую. Эта энергия может затем непосредственно расходоваться на перенос веществ через мембрану или использоваться для ресинтеза АТФ. Возможно, что у первых агрегатов или у примитивных клеток были такие насосы, приводимые в движение энергией солнечного света; известно, что этот источник энергии используют и в настоящее время некоторые виды бактерий для своих простых H^+ -насосов. Эти насосы, вероятно, поставляли гораздо больше энергии и создавали также возможность для многократного использования одного и того же АТФ. В процессе эволюции таких насосов могли возникнуть более длинные и более сложные цепи переноса электронов, подобные тем, какие мы обнаруживаем теперь, исследуя фотосинтез и дыхание.

Путь гликолиза, на котором глюкоза расщепляется до пирувата, – составная часть почти всех процессов брожения у ныне живущих организмов; поэтому биохимики полагают, что этот путь возник на ранних этапах эволюции как способ регенерации АТФ. Цикл лимонной кислоты и сложная цепь переноса электронов представляют собой весьма эффективные механизмы для дальнейшего извлечения энергии из продуктов брожения; они имеются в настоящее время у всех живых организмов, за исключением немногих примитивных бактерий. Считается, что в ходе эволюции механизмов, осуществляющих синтез АТФ, эти процессы возникли позже других.

13.6. Возникновение размножения

Хотя образовавшиеся путем самосборки агрегаты и имеют кое-что общее с нынешними клетками, их все же нельзя считать «живыми», поскольку они не обладают генетической информацией, которая позволяла бы им точно воспроизводить самих себя. *Генетическая информация* содержит инструкции по изготовлению специфических белковых молекул, участвующих в построении клеточных структур, катализирующих различные метаболические реакции клетки и т.п. Кроме того, она содержит инструкции и по воспроизведению самой себя. Эти свойства генетической информации означают, что клетка способна передавать указания, необходимые для сборки ее копий.

У современных организмов большая часть генетической информации закодирована в последовательности нуклеотидных мономеров ДНК. ДНК содер-

жит инструкции по изготовлению точных своих копий; поэтому при клеточном делении две дочерние клетки получают совершенно идентичную генетическую информацию (гл. 14). Кроме того, ДНК направляет образование молекул РНК, а РНК в свою очередь определяет, в какой последовательности объединятся разные аминокислоты при образовании тех или иных белков (гл. 15). В белковом синтезе участвуют многие различные молекулы, и все они, для того чтобы реакции могли идти, должны быть очень точно «подогнаны» друг к другу. Все эти шедевры молекулярной механики представляют собой результат миллионов и миллионов лет естественного отбора.

Когда мы задаем себе вопрос: «Как эволюция могла породить эту сложную систему?» — мы сразу же сталкиваемся с одной весьма непростой проблемой. Дело в том, что почти на всех биохимических этапах на пути от ДНК к белковому синтезу нуклеотиды должны связываться друг с другом, а связывание осуществляют ферменты. Между тем эти ферменты должны сначала образоваться в соответствии с инструкциями, содержащимися в уже имеющихся нуклеиновых кислотах. Таким образом, это, по сути дела, не что иное, как новый вариант проблемы курицы и яйца: что появилось раньше — ферменты или нуклеиновые кислоты?

Мы пока еще не можем дать полный ответ на этот вопрос, но кое-какие обнадеживающие сведения уже получены. Сейчас представляется вероятным, что первым носителем генетической информации была РНК, а не ДНК, которая выполняет эту роль почти у всех ныне живущих организмов.

Недавние эксперименты навели на мысль, что генетическая информация возникла в форме РНК-полимеров, способных удваиваться. Можно представить себе, что эти РНК-полимеры со временем приобрели способность направлять сборку белков, а белки в свою очередь стали катализировать синтез новых копий РНК с большей скоростью. Между этими двумя классами веществ постепенно возникло «разделение труда». Белки стали непосредственно осуществлять сборку новых РНК и новых белков, а РНК — обеспечивать этот процесс необходимой информацией. ДНК стабильнее РНК и может копироваться с большей точностью. Вследствие этого РНК перешла на роль «посредника», и теперь она переносит инструкции от ДНК к белку.

Из более ранних опытов вырисовывается и другая картина. Некоторые аминокислоты, объединившиеся в протеиноиды, притягивают определенные нуклеотиды и наоборот. Если бы эти нуклеотиды объединились и образовали молекулу РНК, то эта молекула несла бы в себе информацию в том смысле, что ее нуклеотидная последовательность была бы не беспорядочной, а определялась последовательностью аминокислот в протеиноиде. Такая РНК в свою очередь могла бы притягивать ряд аминокислот, сходный с тем, какой имелся в первоначальном протеиноиде, и аминокислоты в конце концов образовали бы новый протеиноид. Также и в эту систему ДНК должна была включиться позднее.

В процессе эволюции преимуществом должны были обладать агрегаты молекул, в которых взаимосвязи между протеиноидами и нуклеиновыми кислотами становились более четкими, потому что удачные комбинации могли давать удачное потомство и, следовательно, становились более многочисленными. В конечном итоге сформировалась существующая ныне система, со специфической функцией у каждого вида молекул и с точным распознаванием молекул, которые должны взаимодействовать, чтобы воспроизводить ДНК и синтезировать белки в соответствии с генетическими инструкциями.

Мы обсудили здесь эволюцию размножения после эволюции метаболизма,

однако представляется вероятным, что эволюционировали они вместе. Хотя молекулы РНК и способны удваиваться без помощи белков, для современной очень сложной системы переноса генетической информации исходные соединения должны поставляться множеством разнообразных метаболических реакций. В то же время невозможно представить себе сложный метаболизм без системы, обеспечивающей образование хотя бы грубых копий необходимых белковых катализаторов, т.е. ферментов.

13.7. Дальнейшее развитие жизни

С появлением надежного механизма воспроизведения генетической информации процесс возникновения жизни завершился (табл. 13.3). Эра химической эволюции закончилась, и наступила эра естественного отбора. Теперь уже недостаточно было просто выжить; отбор среди клеток велся на способность получать энергию более эффективным путем и обращать ее на создание потомства.

В течение долгого времени все организмы были *гетеротрофами*, так как пищей им служили либо органические молекулы из окружающего бульона, либо их собственные менее удачливые собратья. Свои энергетические потребности они, очевидно, удовлетворяли при помощи связанных с мембраной H^+ -насосов и за счет процесса брожения с расщеплением глюкозы до пирувата.

Следующим важным событием в эволюции жизни было развитие *автотрофности*, т.е. способности организмов синтезировать питательные вещества из неорганических соединений. После появления автотрофности живой мир перестал зависеть от органических веществ, которые лишь медленно образовывались в среде; теперь Земля могла прокормить во много раз больше живых существ.

Самые обычные автотрофы наших дней – это зеленые растения, но их фотосинтетические пути представляют собой весьма совершенную форму автотрофности. Были и другие, не столь удачные «эксперименты» эволюции по изготовлению пищи своими силами; некоторые из таких механизмов сохрани-

Таблица 13.3. Главные события в истории возникновения жизни

Время, млрд лет назад	Событие
4,6	Образовалась планета Земля
4,3	Условия на Земле стабилизируются
3,8	Солевой состав океана близок к нынешнему; атмосфера сходна с современной, но без O_2 ; углерод в виде CO_2 (формация Исуа в Исландии)
3,5	Первые известные строматолиты (окаменелые остатки прокариотических клеток) (Австралия)
2,3	Фотосинтез с выделением кислорода
2,0	Большое разнообразие бактерий (формация Ганфлинг, Онтарио)
	Содержание кислорода в атмосфере достигло 1% от современного («точка Пастера»)
1,45	Возникновение дыхания
	Эукариотические клетки; половое воспроизведение способствует ускорению эволюции
0,7	Мягкотелые животные (медузы, черви)
0,6	Животные с твердым скелетом (начинается кембрий)

Позднейшие события указаны на форзаце.

лись и поныне—мы находим их у современных бактерий. Есть бактерии, живущие за счет *хемосинтеза*, т.е. добывающие энергию путем окисления различных неорганических соединений и использующие ее для фиксации CO_2 в форме органических веществ в отсутствие света. Имеются также бактерии с неординарно выраженной способностью улавливать световую энергию. Фотосинтезирующие бактерии для получения водородных атомов, которые требуются им при построении органических веществ, разлагают не воду, а некоторые другие соединения¹ и не образуют такого побочного продукта, как O_2 . Изучая эти бактерии, мы можем составить себе представление о тех этапах, через которые могла идти эволюция фотосинтетического пути, имеющегося у современных высших растений.

Большая часть O_2 в нашей атмосфере представляет собой продукт фотосинтеза. Появление O_2 в атмосфере привело к серьезному кризису, коренным образом изменившему условия среды: O_2 разрушает флавины, а флавины необходимы в качестве коферментов для многих биохимических путей, так что без них организмы не могут существовать. Это разрушительное действие кислорода породило, вероятно, давление отбора, которое и обусловило следующий важный шаг в эволюции живого—возникновение дыхания.

Подобно всем прочим метаболическим процессам, дыхание, конечно, эволюционировало постепенно. Эту эволюцию можно проследить, изучая метаболизм современных бактерий. Дыхание, возможно, началось с того, что какие-то отходы жизнедеятельности клетки, например пируват, образующийся во время гликолиза, стали соединяться с кислородом, что позволяло клеткам избавляться разом от двух токсичных веществ. (Именно такой процесс используют для получения световых вспышек светящиеся организмы, в частности светлячки и некоторые виды бактерий.) С течением времени в процесс дыхания включались все новые и новые этапы. Это давало клеткам возможность лучше регулировать извлечение энергии из продуктов гликолиза и обеспечивало больший выход энергии. Цикл лимонной кислоты и цепь переноса электронов, которыми организмы располагают в настоящее время, позволяют им получать высокий выход АТФ (относительно количества затраченной энергии). Способность синтезировать при дыхании большое количество АТФ в расчете на одну расщепленную молекулу глюкозы (гликолиз дает две молекулы АТФ, а дыхание—приблизительно в 10 раз больше) позволяла организмам расти и размножаться быстрее, а также обзаводиться новыми ферментами и новыми структурами. Правда, эти более сложные структуры требовали большего расхода энергии, но зато они повышали конкурентоспособность аэробных (потребляющих кислород) организмов и обеспечивали им превосходство над их анаэробными (не потребляющими кислорода) соседями. В настоящее время анаэробные организмы обитают лишь там, где недостаточно кислорода для поддержания аэробной жизни.

13.8. Организм и среда

Часто кажется, что организмы находятся всецело во власти среды: среда ставит им пределы и в этих пределах они должны либо преуспеть, либо погибнуть. Но организмы и сами воздействуют на среду. Они изменяют ее не-

¹ Не следует путать разложение воды, дающее атомы водорода и O_2 , с диссоциацией воды, при которой образуются ионы H^+ и OH^- . Вода диссоциирует самопроизвольно, и этот процесс поставляет ионы H^+ для H^+ -насоса, тогда как разложение воды осуществляется лишь с большим трудом и требует значительной затраты энергии.

посредственно за недолгое свое существование и за долгие периоды эволюционного времени. Мы уже говорили о том, что гетеротрофы поглощали питательные вещества из первичного «бульона» и что автотрофы добавили к атмосфере O_2 и подготовили условия для возникновения и эволюции процесса дыхания.

С появлением в атмосфере кислорода в ней возник также и озоновый слой («озоновый щит Земли»). Озон (O_3) образуется из O_2 под воздействием ультрафиолетового излучения Солнца (рис. 13.6). Озоновый слой действует как фильтр, задерживая ультрафиолетовое излучение и не давая ему дойти до поверхности Земли. Ультрафиолетовое излучение губительно для белков и нуклеиновых кислот. Первые организмы жили в воде и вода экранировала их, поглощая энергию ультрафиолетового излучения. До появления защитного озонового слоя ультрафиолетовое излучение было, вероятно, одним из главных факторов, препятствовавших выходу первых живых организмов из воды на сушу.

Первые поселенцы суши нашли здесь в изобилии и солнечный свет, и минеральные вещества, так что вначале они были практически избавлены от конкуренции. Деревья и травы, покрывшие вскоре значительную часть земной поверхности, пополняли запас кислорода в атмосфере; кроме того, они изменяли характер водного стока на Земле и ускоряли процесс образования почв из горных пород. Так организмы и среда на протяжении всей истории жизни на нашей планете взаимно формировали друг друга (рис. 13.7).



Рис. 13.6. Озон (O_3) образуется из кислорода (O_2) под влиянием ультрафиолетового излучения. Каждый атом кислорода участвует в образовании двух ковалентных связей.

Рис. 13.7. Растения изменяют ландшафт: травы закрепляют песчаные дюны, которые иначе были бы развеяны ветром. Позже эту уже укрепленную почву песчаного побережья заселят более крупные растения – кустарники и деревья.

Краткое содержание главы

До XIX в. люди верили в «самопроизвольное зарождение», т.е. верили, что живые организмы постоянно сами собой возникают из неживых веществ, если только условия этому благоприятствуют. Пастер и Тиндаль доказали своими работами, что в наше время такое самопроизвольное зарождение невозможно. Однако сейчас большинство ученых считают, что первая жизнь на Земле зародилась именно таким путем, более того что возникновение жизни из неживой материи было неизбежным.

Условия, при которых возникла жизнь, резко отличались, однако, от тех, какие существуют на Земле теперь. В атмосфере первобытной Земли практически не было O_2 . Это отсутствие кислорода должно было способствовать образованию и стабилизации органических веществ, которые постепенно объединялись в полимеры, а затем и в агрегаты. Медленно, на протяжении бесконечно долгого времени, некоторые из таких агрегатов эволюционировали и в конце концов приобрели способность осуществлять те координированные последовательности химических реакций, без которых невозможны жизненные функции, т.е. метаболизм, передача информации и точное воспроизведение.

На ранних этапах возникновения жизни имели место такие важные события, как развитие автотрофности, главной формой которой является фотосинтез с выделением кислорода, и появление дыхания. Организмы изменили окружающую среду: лишённые жизни воды и мертвые скалы сменились морями; в которых кишела жизнь, и зелеными ландшафтами; в атмосфере, совсем не содержавшей кислорода, теперь появился кислород и его содержание превысило 20%. Каждое такое изменение внешних условий, вызванное организмами, влияло на давление отбора, которое вынуждало организмы приспосабливаться к новой среде, а тем самым еще больше изменять ее. Таким образом, в ходе эволюции жизни на Земле среда формировала организмы, а организмы формировали среду.

Проверьте себя

1. Самопроизвольное зарождение жизни на Земле в наше время представляется маловероятным, потому что:
 - а) на Земле слишком мало действующих вулканов;
 - б) если бы и образовались какие-нибудь химические вещества, из которых могла бы возникнуть жизнь, то они были бы немедленно поглощены существующими организмами;
 - в) не хватает ультрафиолетового излучения для того, чтобы обеспечить процесс необходимой энергией;
 - г) просто-напросто до сих пор не найдена правильная «формула» возникновения жизни.
2. В чем основные различия между современным составом атмосферы и ее составом в те дни, когда на Земле зарождалась жизнь?
3. Ниже названы некоторые процессы и структуры. Пронумеруйте их в той последовательности, в какой они развились в процессе эволюции:
 - дыхание;
 - полимеры;
 - фотосинтез;
 - органические мономеры;
 - брожение.

4. Возникновение фотосинтеза открыло живому новые возможности и одновременно породило угрозу. Объясните, в чем они заключаются.
5. Одно из изменений, вызванных живыми организмами в окружающей среде, состояло в том, что запасы питательных веществ, образовавшихся небиологическим путем в первичном «бульоне», стали истощаться. Как это повлияло на дальнейшую эволюцию жизни?

Вопросы для обсуждения

1. Можете ли вы назвать какие-либо возможные источники энергии на первобытной Земле помимо перечисленных в табл. 13.2?
2. Допустим, кто-нибудь объявил, что ему удалось создать в лаборатории живой организм из неживых веществ. Каким критериям должен удовлетворять этот «организм», чтобы вы признали его действительно живым?
3. После возникновения дыхания в эволюции живого произошло еще два очень важных события: появление эукариот и (по всей вероятности, гораздо позднее) возникновение многоклеточных организмов. Чем эукариоты отличаются от прокариот? (См. гл. 10, включая «Очерк».) Чем многоклеточные организмы отличаются от одноклеточных? Какие преимущества обеспечило живому каждое из этих событий и чем каждое из них могло быть вызвано?

Часть третья

Генетическая информация

Глава 14

ДНК

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Подробно рассмотреть данные в пользу того, что ДНК служит генетическим материалом. Имеются в виду следующие данные:
 - а) явление трансформации у бактерий;
 - б) заражение бактерий бактериофагом;
 - в) сведения о количестве ДНК в тканях разных видов организмов, а также в соматических и репродуктивных клетках одного и того же вида;
 - г) сравнение нуклеотидного состава ДНК в клетках представителей одного и того же вида и разных видов.
2. Описать строение нуклеотида.
3. Описать строение молекулы ДНК и объяснить, почему число остатков аденина в этой молекуле равно числу остатков тимина, а число остатков гуанина равно числу остатков цитозина.
4. Рассказать об опытах Меселсона и Сталя и пояснить, как этим исследователям удалось доказать, что удвоение ДНК носит полуконсервативный характер.
5. Описать строение хромосомы эукариотической клетки.
6. Кратко рассказать о том, как можно получить рекомбинантную ДНК, и указать какое-нибудь практическое применение этой методики.

Гл. 14–17 мы посвятим главной загадке жизни. Что превращает крошечный комочек вещества в согласованно функционирующую клетку, способную регулировать свой собственный химический состав, расти и размножаться? Что вынуждает оплодотворенное яйцо, т.е. ту единственную клетку, из которой происходит каждый из нас, делиться, а возникающую массу клеток — перегруппировываться, расти, вбирать в себя питательные вещества и, наконец, обретать форму единственного в своем роде индивидуума? Что делает каждого из нас непохожим на других индивидуумов и вместе с тем наделяет всех нас неким изначальным сходством как представителей одного вида *Homo sapiens*? Что заставляет родственников, собравшихся вокруг новоприбывшего члена клана, с такой уверенностью узнавать в нем знакомые черты — отцов-

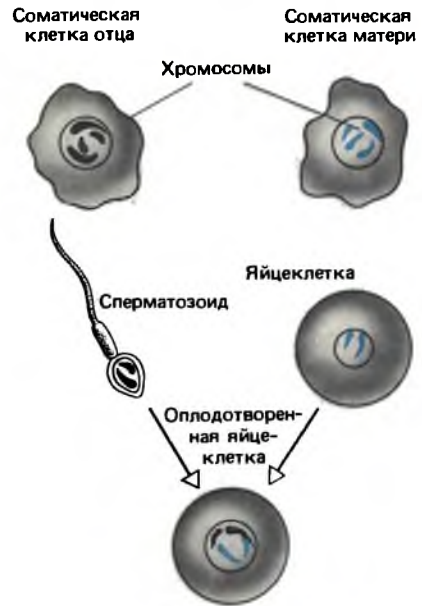


Рис. 14.1. В яйцеклетках и сперматозоидах содержится половинное число хромосом по сравнению с соматическими клетками данного организма. При оплодотворении сперматозоид сливается с яйцеклеткой, и в оплодотворенном яйце восстанавливается число хромосом, характерное для остальных клеток тела данного вида.

ский нос или материнскую чуть кривую усмешку? На все эти вопросы есть только один ответ: *генетическая информация*. Многочисленные различные единицы, из которых складывается вся совокупность генетической информации индивидуума (эти единицы определяют отдельные его признаки: цвет волос, группу крови, рост и т.п.), называются *генами*.

Каждый из нас представляет собой неповторимую индивидуальность, потому что неповторима имеющаяся у каждого человека комбинация генов. Гены несут в себе информацию о том, какие белки и в каком соотношении должны вырабатывать наши клетки, а также о том, как будет сказываться на их образовании и взаимодействии та среда, в которой мы развиваемся и живем. У идентичных близнецов генетическая информация идентична и различаются они лишь в той мере, в какой они подвергаются воздействию различных внешних влияний.

Мы получаем генетическую информацию от наших родителей, половину — через яйцеклетку от матери и половину — через сперматозоид от отца (рис. 14.1). В прошлом веке биологи изучили процесс клеточного деления, приводящий к образованию яйцеклеток и сперматозоидов. Клеточному делению предшествует расхождение хромосом, в результате которого в каждую образующуюся яйцеклетку или в каждый сперматозоид попадает половина хромосом, содержащихся в исходной клетке. Это убедило биологов в том, что хромосомы являются носителями генетической информации. Оставался, однако, один нерешенный вопрос. Хромосомы, как установили химики, состоят из двух веществ: из белка и дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Какое же из них следовало считать носителем генетической информации?

Было совершенно ясно, что в генах должно быть заключено большое количество информации. Ученые уже знали, что белки — это очень сложная группа разнообразных веществ, образующихся из 20 видов мономерных звеньев (аминокислот), соединяющихся в разных комбинациях. О ДНК же в то время не знали еще почти ничего; известно было только, что мономеры (нуклеоти-

дов) в ней всего четыре вида. Полагали, что ДНК строится путем нанизывания в однообразном порядке этих четырех нуклеотидных единиц. Поскольку хромосомные белки имеют более сложную структуру, чем ДНК, большинство ученых считало именно их носителями генетической информации. Ошибочность этого утверждения выяснилась только в сороковых годах.

В этой главе мы рассмотрим доказательства того, что генетическим материалом является именно ДНК, и познакомимся с тем, как была установлена структура ДНК. Структура эта очень проста, и вместе с тем она представляет собой одно из величайших достижений эволюции, поскольку обладает замечательным свойством: она направляет образование своих собственных точных копий, тех копий, которые передаются потом следующим поколениям клеток.

Установление структуры ДНК вызвало к жизни целый поток исследований по молекулярным основам наследственности. Возникла молекулярная биология – одна из самых увлекательных и наиболее бурно развивающихся областей современной науки. Менее чем за 40 лет молекулярные биологи прошли огромный путь: начав почти с нуля, не зная даже того, что гены состоят из ДНК, они могут теперь сами конструировать отдельные гены, подбирая для них ингредиенты по каталогам, напоминающим каталоги «Посылторга».

14.1. Данные, свидетельствующие о том, что генетическим материалом является ДНК

Трансформация у бактерий

Первый повод усомниться в том, что гены состоят из белков, дали опыты по изучению трансформации у бактерий (так принято называть передачу наследственных признаков от одной бактериальной клетки другой). В 1928 г.



Рис. 14.2. Опыт Гриффита по трансформации у бактерий. Вирулентные бактерии вызывают у мыши заболевание, приводящее к гибели животного; авирулентные бактерии или вирулентные клетки, убитые нагреванием, заболевания не вызывают. Мышь, которой введены одновременно живые авирулентные клетки и вирулентные клетки, убитые нагреванием, за-

болевает и гибнет. Какой-то фактор из клеток, убитых нагреванием, превращает авирулентные клетки в вирулентные. (В вирулентных клетках содержится генетическая информация, от которой зависит образование капсул, окружающих эти клетки; капсулы предохраняют клетки от разрушения под действием иммунной системы мыши.)

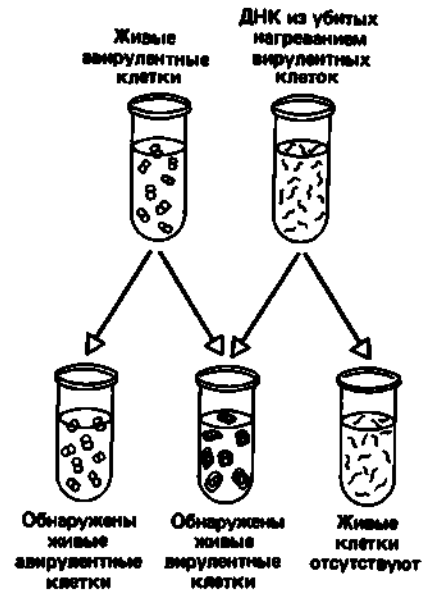


Рис. 14.3. Трансформация авирулентных бактериальных клеток под действием ДНК из убитых нагреванием вирулентных бактерий. ДНК из убитых нагреванием вирулентных клеток (имеющих капсулу) добавляли к культуре живых авирулентных клеток (не имеющих капсулы). Эта ДНК трансформировала живые клетки – превращала их в вирулентные. Никакие другие вещества из убитых нагреванием вирулентных клеток такого эффекта не вызывали.

Фред Гриффит (Fred Griffith) изучал трансформацию у двух штаммов пневмококка. Один из них был *вирулентным*, и мыши, которым его вводили, гибли; другой был *авирулентным* и гибели животных не вызывал. Гриффит показал, что если убитые вирулентные бактерии вводились мышам вместе с живыми авирулентными, то некоторые животные погибали. Более того, хотя эти мыши и не получали живых вирулентных бактерий, в их трупах были обнаружены живые вирулентные клетки. Этот результат, по мнению Гриффита, свидетельствовал о том, что часть генетического материала из вирулентных бактерий проникла в авирулентные и сделала их вирулентными (рис. 14.2).

В 1944 г. другие исследователи задались целью выяснить химическую природу вещества, вызывавшего эту трансформацию. Они вырастили вирулентные клетки в лаборатории, разрушили их и разделили на отдельные компоненты: углеводы, липиды, белки и ДНК. Затем каждый из этих компонентов добавили к отдельной культуре авирулентных бактерий. В той культуре, куда была добавлена ДНК из вирулентных бактерий, некоторые авирулентные клетки превратились в вирулентные; в культурах получивших белки, углеводы или липиды, такого превращения не произошло. ДНК, таким образом, наделила живые бактериальные клетки генетическим признаком, которого у них до того не было (рис. 14.3).

Как это обычно бывает почти со всякой революционизирующей теорией, вывод о том, что генетическим материалом является ДНК, был принят не сразу. Некоторые исследователи ставили под сомнение чистоту использованных препаратов ДНК, полагая, что они могли быть загрязнены белком. Еще важнее было, пожалуй, то обстоятельство, что биологи тогда вообще не считали бактерии «настоящими» организмами. Поэтому они склонны были отмахнуться от данных, доказывавших, что ДНК является генетическим материалом бактерий, поскольку эти данные, по их мнению, не имели отношения к выявлению природы генетического материала у высших организмов.

Бактериофаги

Новые доказательства в пользу того, что генетическим материалом служит ДНК, были получены при изучении поведения бактериофагов (сокращенно их называют *фагами*) (рис. 14.4). Бактериофаги – это вирусы, поражающие бактерий. Вирус состоит из молекулы ДНК (или иногда РНК), заключенной в белковую оболочку. Фаг прикрепляется к клеточной стенке бактерии и вводит в бактериальную клетку свой генетический материал. Этот генетический материал каким-то образом завладевает клеточным аппаратом бактерии и использует ресурсы клетки для образования новых фагов, а не новых бактериальных клеток.

В 1952 г. Альфред Херши и Марта Чейз (Alfred Hershey, Martha Chase) показали, что ДНК является генетическим материалом у фагов. Для того чтобы иметь возможность различать белковую оболочку и ДНК фагов, они воспользовались радиоактивными изотопами серы и фосфора. Белки, как мы помним



Рис. 14.4. Электронная микрофотография бактериофага Т4 – вируса, заражающего бактерию *Escherichia coli*. Многогранная головка фага, которая на этой микрофотографии кажется белой, состоит из белка, и в ней заключена ДНК. ДНК выходит из фага через его длинный отросток, или «хвост», после того, как фаг с помощью тонких хвостовых нитей прикрепится к клеточной стенке бактерии. (Carolina Biological Supply Company.)

ФАГ ВВОДИТ СВОЮ ДНК
В БАКТЕРИАЛЬНУЮ КЛЕТКУ;
БЕЛКОВАЯ ОБОЛОЧКА
ОСТАЕТСЯ СНАРУЖИ



В БАКТЕРИИ ОБРАЗУЮТСЯ
НОВЫЕ ФАГИ



БАКТЕРИАЛЬНАЯ
КЛЕТКА РАЗРЫВАЕТСЯ
И ФАГИ ВЫХОДЯТ НАРУЖУ



Рис. 14.5. Заражение бактерии бактериофагом. Вирус вводит свою ДНК в бактериальную клетку, а его белковая оболочка остается снаружи. В бактериальной клетке образуется много новых фагов, из чего следует, что именно ДНК, а не белок, является генетическим материалом фага.

(см. разд. 9.9 и 9.10), содержат серу и не содержат фосфора, а нуклеиновые кислоты содержат фосфор и не содержат серы. Херши и Чейз выращивали фагов в бактериях, живших на среде с радиоактивными изотопами этих элементов. При этом в белок оболочки фага включалась радиоактивная сера, а в его ДНК – радиоактивный фосфор. Затем этих фагов переносили на свежую колонию бактерий, росшую в нерадиоактивной среде. Оказалось, что в бактериальные клетки всегда проникает только радиоактивный фосфор, тогда как радиоактивная сера остается снаружи (рис. 14.5). Это послужило еще одним доказательством в пользу того, что генетический материал состоит из ДНК.

Количество ДНК в клетках

Косвенное доказательство того, что ДНК служит генетическим материалом также у эукариот, было получено при измерении количества ДНК в различных клетках. В обычных (соматических) клетках тела, например в клетках печени, почек и других органов цыпленка, содержится одинаковое количество ДНК, вдвое большее, нежели в яйцеклетках и сперматозоидах, т.е. в половых клетках. Поскольку при образовании новой особи две половые клетки – сперматозоид и яйцеклетка – сливаются, в каждой из них и должно быть вдвое меньше ДНК, чем в соматических клетках (иначе в каждом поколении происходило бы удвоение количества генетической информации). Именно такого распределения следует ожидать для генетического материала. Что же касается белков, то их количество в клетках из разных тканей очень сильно варьирует и не всегда бывает более низким в репродуктивных клетках. Маловероятно поэтому, чтобы генетическим материалом мог быть белок. Известно также, что количество ДНК у разных организмов различно, так что разные виды обладают, по-видимому, неодинаковым количеством генетического материала. Это также совпадает с тем, чего следует ожидать, исходя из различий между организмами, касающихся и сложности строения тела, и набора синтезируемых белков.

Таблица 14.1. Приблизительное содержание и соотношения четырех азотистых оснований у разных организмов

	Нуклеотиды, содержащие данное основание ¹⁾ , %				Отношение оснований ²⁾	
	А	Т	Г	Ц	А/Т	Г/Ц
Животные						
Человек	30,9	29,4	19,9	19,8	1,05	1,00
Курица	28,8	29,2	20,5	21,5	1,02	0,95
Саранча	29,3	29,3	20,5	20,7	1,00	1,00
Растения						
Пшеница	27,3	27,1	22,7	22,8	1,01	1,00
Грибы						
Дрожжи	31,3	32,9	18,7		0,95	1,09
Бактерии						
<i>Escherichia coli</i>	24,7	23,6	26,0	25,7	1,04	1,01
Вирусы						
Фаг Т7	26,0	26,0	24,0	24,0	1,00	1,00

¹⁾ А – аденин; Г – гуанин; Ц – цитозин; Т – тимин.

²⁾ Обратите внимание, что все эти отношения очень близки к 1,00. Некоторые отклонения от 1,00 объясняются несовершенством методики химического анализа.

Нуклеотидный состав ДНК

Пожалуй, самым убедительным доводом в пользу того, что генетическим материалом служит ДНК, явилось обнаружение почти полной идентичности химического состава ДНК (но не белков) у всех представителей данного биологического вида. Более того, выяснилось, что у разных видов химический состав ДНК различен. Эти данные получили в конце сороковых – начале пятидесятых годов Эрвин Чаргафф (Erwin Chargaff) и его сотрудники.

Любая ДНК состоит из одних и тех же четырех типов нуклеотидов (содержащих одно из четырех азотистых оснований: аденин, тимин, гуанин или цитозин). Однако эти нуклеотиды присутствуют в ДНК не в равных соотношениях, как считалось ранее. Чаргафф с сотрудниками обнаружили, что соотношения между нуклеотидами, входящими в состав ДНК, одинаковы в пределах вида и различаются у разных видов. Кроме того, у всякого организма число адениновых нуклеотидов равно числу тиминовых, а число гуаниновых – числу цитозиновых (из табл. 14.1 видно, что отношения А/Т и Г/Ц приблизительно равны 1). Это открытие послужило в конце концов главным ключом к выяснению структуры молекулы ДНК.

14.2. Структура ДНК

К концу сороковых годов большинство исследователей уже полагали, что генетическая информация содержится в ДНК, и потому выяснение структуры молекулы ДНК возбуждало особый интерес. Так же как и почти во всех крупных научных открытиях, в разрешении этой загадки принимали участие многие. Окончательный ответ должен был согласоваться с рядом экспериментально установленных фактов:

1. ДНК построена из нуклеотидов. Каждый нуклеотид (см. разд. 9.12) состоит из фосфатной группы, ковалентно связанной с пятиуглеродным сахаром (деоксирибозой – в случае нуклеотидов ДНК), который в свою очередь ковалентно связан с одним из четырех возможных азотистых оснований (рис. 14.6). Молекула азотистого основания содержит одно (тимин и цитозин) или два кольца (аденин и гуанин).

2. Нуклеотиды присоединяются друг к другу таким образом, что фосфатная группа каждого следующего нуклеотида образует ковалентную связь с сахаром предыдущего нуклеотида. В результате возникает длинная цепь из чередующихся остатков сахара и фосфатных групп, которую называют сахаро-фосфатным остовом молекулы. Основания располагаются по одну сторону этого сахаро-фосфатного остова, под прямым углом к нему (рис. 14.6).

3. В любой молекуле ДНК число нуклеотидов, в состав которых входит аденин (А), равно числу нуклеотидов, содержащих тимин (Т), а число гуаниновых (Г) нуклеотидов равно числу цитозиновых (Ц); сокращенно это обозначают так: $A = T$, $G = C$.

4. Молекула ДНК закручена в спираль, причем основания располагаются перпендикулярно оси спирали. Это обнаружила Розалинда Франклин (Rosalind Franklin) при изучении пятен, образуемых на фотопленке рентгеновским излучением, рассеянным кристаллами очищенной ДНК. Полученные ею рентгенограммы показали также, что сахаро-фосфатный остов образует наружную часть спирали, а основания находятся внутри, и что на один виток спирали приходится десять нуклеотидов. Был определен также диаметр спирали, и это позволило заключить, что она состоит из более чем одной нити.

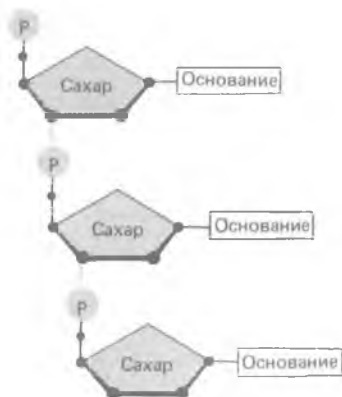


Рис. 14.6. ДНК состоит из нуклеотидов. Одно такое нуклеотидное звено обозначено в верхней части рисунка парантезом. Входящий в его состав сахар связан с фосфатной группой (обозначена кружком с буквой Р) следующего нуклеотида. Так формируется сахаро-фосфатный остов цепи ДНК. Азотистые основания нуклеотидов торчат по одну сторону этой цепи.

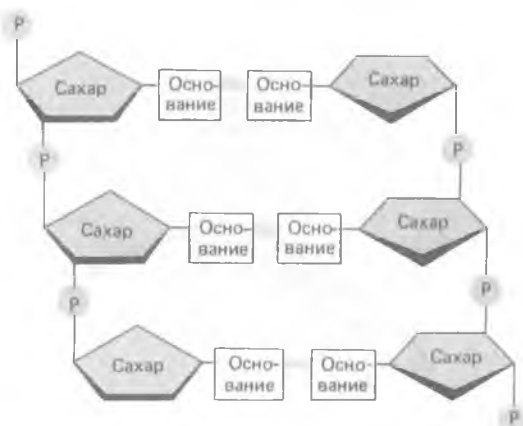


Рис. 14.7. Каждая молекула ДНК составлена из двух цепей. Цепь, изображенная на рис. 14.6, показана здесь со своим партнером. Сахаро-фосфатные остовы обеих цепей располагаются снаружи, а основания находятся внутри молекулы, где они связаны с основаниями второй цепи водородными связями (обозначены голубыми плашками).

Результаты, полученные Франклин, дали многое для расшифровки структуры ДНК, но два вопроса все еще оставались неясными: из скольких нитей состоит молекула ДНК и как эти нити объединены? Оказалось, что именно в ответах на эти вопросы и заключаются наиболее интересные особенности структуры ДНК.

Розалинда Франклин проводила свои исследования в 1952 г. Среди ученых в то время шло яростное состязание; все стремились поскорее собрать все имеющиеся данные в единое целое и разгадать, наконец, эту тайну – расшифровать структуру ДНК. Американский химик Лайнус Полинг (Linus Pauling) предложил модель молекулы ДНК из трех нитей. Вскоре, однако, обнаружились недостатки этой модели, и Полинг начал работать над новым ее вариантом. Был на правильном пути и Морис Уилкинс (Maurice Wilkins), руководитель той лаборатории в Лондоне, где работала Розалинда Франклин. Однако первыми сумели создать приемлемую модель, согласующуюся со всеми экспериментальными данными, молодой ученый Джеймс Уотсон (James Watson) и Фрэнсис Крик (Francis Crick), физик, переквалифицировавшийся в биохимика. К этой структуре они пришли, пользуясь набором масштабных, т.е. геометрически подобных, моделей нуклеотидов, с помощью которых они проверяли положение всех атомов, входящих в состав молекулы ДНК.

В модели структуры ДНК, предложенной Уотсоном и Криком, молекула ДНК состоит из двух нитей, или цепей. (Число «2» вполне удовлетворяет биологов, потому что и клетки, и хромосомы воспроизводятся путем образования двух новых единиц из одной исходной.) Две цепи молекулы ДНК образуют нечто вроде веревочной лестницы, в которой роль «веревочек» играют сахаро-фосфатные остовы этих цепей, а роль «перекладин» – основания (рис. 14.7).

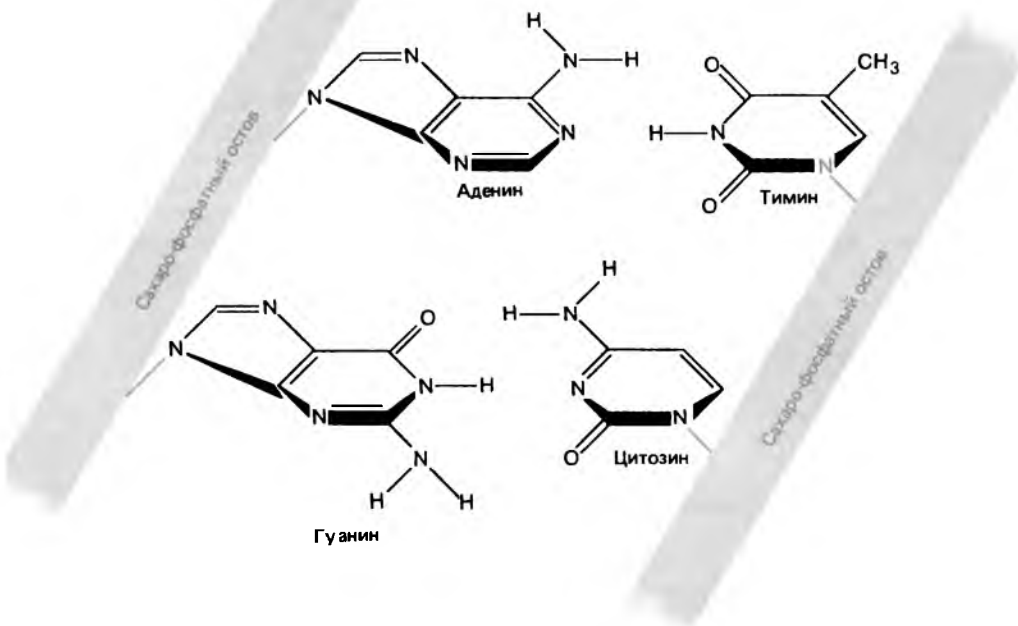


Рис. 14.8. Водородные связи (голубые плашки), скрепляющие пары оснований ДНК. Никакие

другие комбинации оснований не могут обеспечить такие стабильные водородные связи.

Каждая «перекладина» состоит из двух оснований, присоединенных к двум противоположным цепям; у одного из этих оснований в молекуле одно кольцо, а у другого — два. Таким образом, это может быть либо аденин в паре с тиминном, либо гуанин в паре с цитозином, причем в каждой перекладине любое основание может находиться на любой цепи. Пара оснований соединена водородными связями: две водородные связи скрепляют пару аденин–тимин и три — пару гуанин–цитозин (рис. 14.8). Наиболее стабильные комбинации водородных связей образуют А с Т и Г с Ц, чем и объясняется наблюдение Чаргаффа, обнаружившего, что в любой ДНК $A = T$ и $G = C$. Поскольку в каждой паре оснований есть основание с одним кольцом в молекуле и основание с двумя кольцами, все перекладины «лестницы» ДНК имеют одну и ту же ширину и, значит, сахаро-фосфатные остовы двух ее цепей находятся всегда на одинаковом расстоянии друг от друга.

Вся «лестница» ДНК закручена в спираль, как это выявил рентгеноструктурный анализ. Эту спираль называют «двойной спиралью», поскольку она состоит из двух цепей, закрученных одна вокруг другой (рис. 14.9).

Статья Уотсона и Крика, в которой сообщалось о расшифровке этой структуры, заняла всего две странички в научном журнале, однако она явилась краеугольным камнем, на котором построено здание современной моле-



Рис. 14.9. Двойная спираль. Две цепи обвиты одна вокруг другой. Каждая цепь, изображенная здесь в виде серой полосы, состоит из чередующихся остатков сахара и фосфатных групп. Голубым обозначены водородные связи между основаниями (А, Т, Г и Ц), удерживающие две цепи вместе.

кулярной генетики. Эта столь простая и вместе с тем изящная модель вызвала среди ученых невероятное волнение. Как сказал Уотсон, перефразируя известную поговорку: «Это было так красиво, что не могло быть неверно».

14.3. Репликация ДНК

Перед делением клетки ее ДНК удваивается, или реплицируется, так что каждая новая клетка получает точно такую же генетическую информацию, какая имелась в исходной клетке. Уотсон и Крик указали, что информация, необходимая для репликации молекулы ДНК, заключена в самой ее структуре. Поскольку основания в двух цепях комплементарны, т.е. в любой паре взаимно дополняют друг друга, каждая цепь автоматически поставит информацию, требующуюся для того, чтобы образовался ее партнер. (Так, если в одной цепи стоит А—А—Т—Г—Ц—Ц, то у ее партнера последовательность будет Т—Т—А—Ц—Г—Г.) Предложенная Уотсоном и Криком модель структуры ДНК породила подлинную лавину экспериментов, предпринятых с целью выяснить, как именно происходит репликация ДНК.

Первые убедительные данные на этот счет представили в 1958 г. Метью Меселсон и Франклином Сталь (Matthew Meselson, Franklin Stahl). Мы здесь рассмотрим их работу довольно подробно, поскольку ее с полным правом можно считать классическим образцом научного эксперимента. Меселсон и Сталь сформулировали три альтернативные гипотезы (рис. 14.10), каждая из которых позволяла объяснить имевшиеся в то время экспериментальные данные по репликации ДНК:

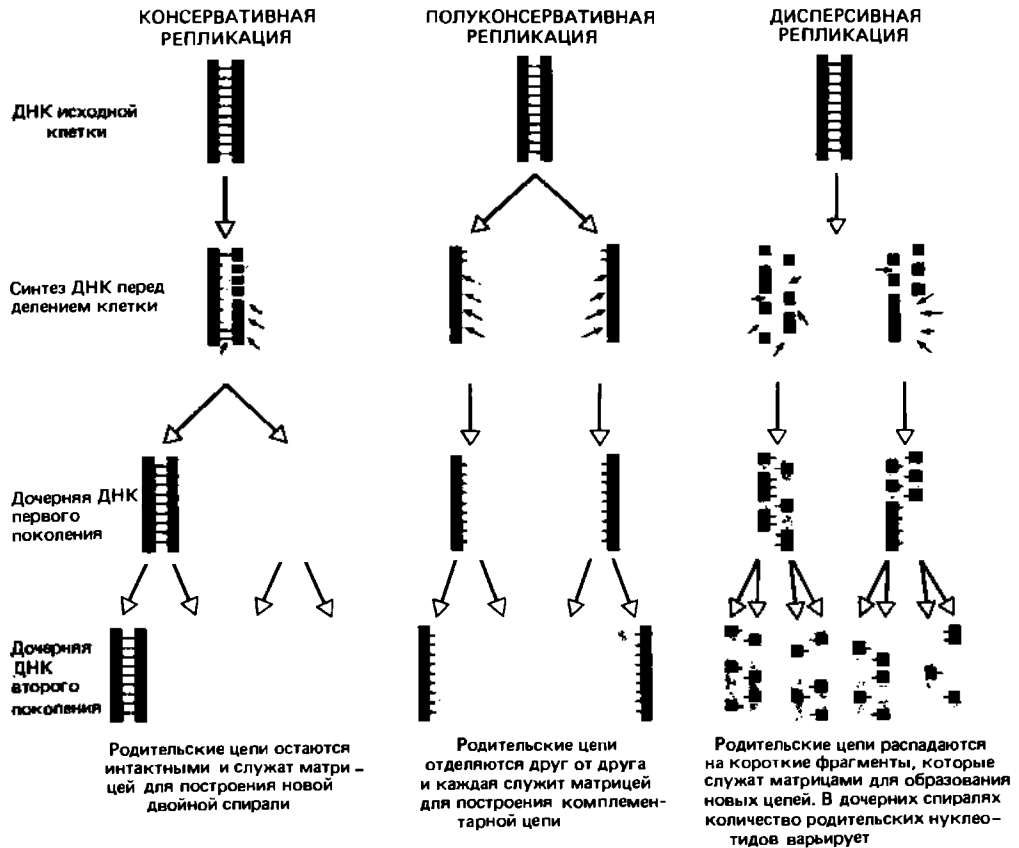


Рис. 14.10. Альтернативные гипотезы репликации ДНК, подвергнутые проверке в опытах Меселсона и Стала.

1. *Консервативная репликация.* Двухцепочечная молекула ДНК служит матрицей для образования совершенно новой двухцепочечной молекулы. Одна из новых клеток получает исходную молекулу ДНК, а другая – вновь синтезированную.

2. *Полуконсервативная репликация.* Две цепи исходной молекулы ДНК расходятся (подобно двум половинкам застежки-молнии), потому что разрываются слабые водородные связи между азотистыми основаниями. Затем каждая цепь служит матрицей для образования новой цепи, и водородные связи, возникающие между основаниями, соединяют старую и новую цепь, так что получается целая молекула. В результате каждая новая клетка получает в наследство *гибридную* молекулу ДНК, состоящую из одной новой и одной старой цепи.

3. *Дисперсивная репликация.* ДНК распадается на короткие фрагменты, используемые в качестве матриц для построения фрагментов двух новых двойных спиралей, которые затем каким-то образом соединяются между собой.

С помощью ряда экспериментов, удивительно изящных по своей простоте, Меселсон и Сталь показали, что первую и третью из этих гипотез можно

опровергнуть, тогда как в пользу полуконсервативной репликации имеются веские доводы. (Отметим попутно, что ни одна гипотеза не может быть неопровержимо доказана, поскольку никогда не может быть уверенности в том, что учтены все относящиеся к ней факторы; зато гипотезу можно *опровергнуть*, если окажется, что какие-то наблюдения не согласуются с вытекающими из нее предсказаниями.)

Чтобы получить возможность различать «старую» и «новую» ДНК, Меселсон и Сталь воспользовались двумя изотопами азота: ^{14}N , т.е. обычной формой азота, и ^{15}N – более тяжелым его изотопом, атом которого содержит один дополнительный нейтрон. Сначала Меселсон и Сталь выращивали бактерии в питательной среде, содержащей ^{15}N . За время выращивания сменялось несколько генераций бактерий, так что в конечном счете ДНК практически всех клеток содержала ^{15}N (показано черным в верхнем ряду на рис. 14.10). Затем бактерии переносили в питательную среду с ^{14}N (показано голубым в нижних рядах). Спустя некоторое время, в течение которого ДНК реплицировалась и клетки делились, исследователи отбирали пробы клеток уже новой генерации и выясняли распределение в них ^{15}N и ^{14}N .

На рис. 14.10 в третьем ряду показано, каким должен быть состав ДНК этой новой генерации, согласно предсказаниям каждой из трех гипотез. Если верна гипотеза консервативной репликации, то ДНК из новой генерации клеток должна состоять из двух фракций, одна из которых будет содержать только ^{15}N , а другая – только ^{14}N . Согласно двум другим гипотезам, вся ДНК должна быть представлена одной фракцией, в молекулах которой будут присутствовать как ^{15}N , так и ^{14}N . Меселсон и Сталь обнаружили, что ДНК первой новой генерации клеток невозможно разделить на две фракции разного веса. Таким образом, первая гипотеза была отвергнута как несовместимая с экспериментальными данными.

Для проверки двух оставшихся гипотез Меселсон и Сталь выделили ДНК из второй новой генерации бактериальных клеток. На этот раз им удалось разделить ДНК на две фракции: в одной находились молекулы, содержавшие как ^{15}N , так и ^{14}N , а в другой – молекулы, содержавшие только ^{14}N . В четвертом ряду на рис. 14.10 показано, что гипотеза дисперсивной репликации предсказывает в этом случае существование только одной фракции ДНК, содержащей и ^{15}N , и ^{14}N . Полученный результат оказался, таким образом, несовместимым с гипотезой дисперсивной репликации. Зато с гипотезой полуконсервативной репликации он согласовался. Меселсон и Сталь сделали поэтому вывод, что из трех выдвинутых ими гипотез экспериментальным данным соответствует только гипотеза полуконсервативной репликации. Позже в других опытах было показано, что полуконсервативная репликация свойственна также и эукариотической ДНК.

Для того чтобы началась репликация, две цепи двойной спирали должны разъединиться. Помогает этому процессу особый фермент (о трудностях, с которыми связано такое раскручивание, вы можете составить себе представление, если попытаетесь раскрутить полметра какой-нибудь крученой нити на две пряди). Две цепи ДНК расходятся, подобно половинкам застежки-молнии, по слабым водородным связям, соединявшим спаренные основания. Другие ферменты движутся вдоль каждой из цепей, строя сахаро-фосфатный остов новой цепи, т.е. связывая между собой нуклеотиды, комплементарные нуклеотидам старой цепи (рис. 14.11). Новые цепи синтезируются сначала в виде коротких фрагментов, которые затем сшиваются в длинные цепи еще одним специальным ферментом.

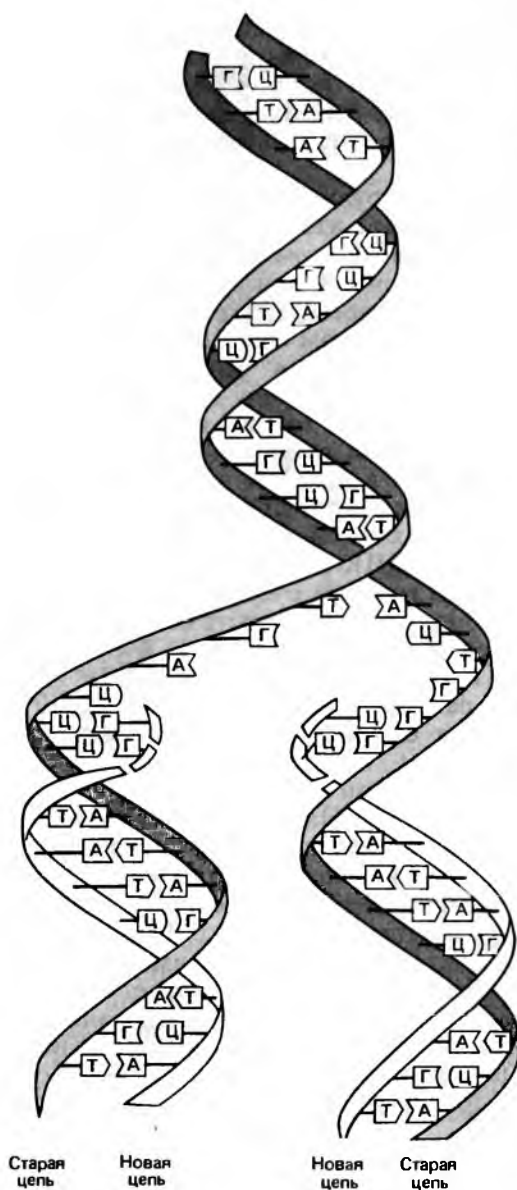


Рис. 14.11. Репликации ДНК. Двойная спираль «расстегивается» по слабым водородным связям, соединяющим комплементарные основания двух цепей. Каждая из старых цепей служит матрицей для образования новой цепи: нуклеотиды с комплементарными основаниями выстраиваются против старой цепи и соединяются друг с другом.

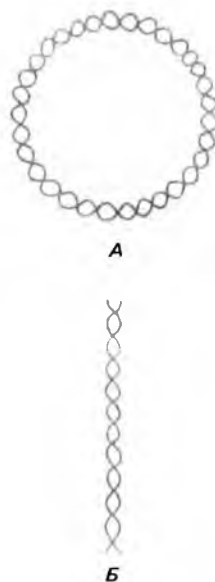


Рис. 14.12. В прокариотических клетках содержатся кольцевые молекулы ДНК (А), а в эукариотических – линейные (Б).

14.4. ДНК в клетках

В прокариотической (бактериальной) клетке ДНК присутствует в виде одной двойной спирали, концы которой соединяются, образуя кольцо (рис. 14.12). В эукариотических клетках (т.е. у растений, животных, грибов и протистов) имеются хромосомы, каждая из которых состоит из чрезвычайно длинной молекулы ДНК с присоединенными к ней белками. Самая длинная хромосома плодовой мушки *Drosophila* содержит, например, молекулу ДНК

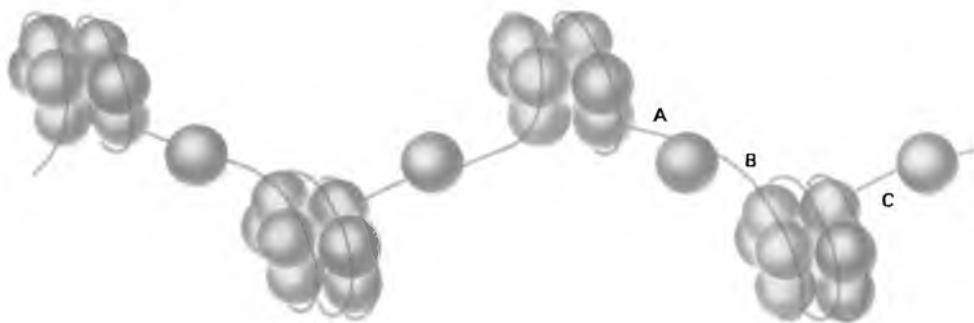


Рис. 14.13. Часть эукариотической хромосомы крупным планом. Голубая линия изображает двойную спираль ДНК вместе с присоединенными к ней белками. Серые шарики – глобу-

лярные белки. Расстояние от А до В соответствует приблизительно 60 нуклеотидным парам ДНК; между А и С уместится около 200 нуклеотидных пар.

длиной 4,0 см. Длина тела самой плодовой мушки в 10 раз меньше, и уже из этого ясно, что молекулы ДНК во всех ее клетках должны быть весьма туго свернуты. Значительная часть ДНК закручена вокруг скоплений белка, так что хромосомы напоминают по виду нитку бус (рис. 14.13)¹

14.5. Мутационный процесс

Мутациями называются наследуемые изменения в молекулах ДНК. Есть много разных видов мутаций, в большей или меньшей степени влияющих на организм (табл. 14.2). Мутация, возникшая в одной из соматических клеток организма, может изменить наследственные признаки самой этой клетки и тех частей организма, которые образуются из ее потомков. Если мутации происходят в тех клетках, из которых затем образуются яйцеклетки или сперматозоиды, то измененные наследственные признаки могут быть переданы потомкам данного организма.

Таблица 14.2. Типы мутаций

Превращение одного нуклеотида в другой
Включение одного или нескольких нуклеотидов в нуклеотидную последовательность ДНК
Выпадение одного или нескольких нуклеотидов из нуклеотидной последовательности ДНК
Инверсия какого-либо участка нуклеотидной последовательности (при этом часть молекулы ДНК оказывается повернутой задом наперед)
Разрыв хромосомы и утрата ее фрагмента
Присоединение части одной хромосомы к другой хромосоме
Утрата одной или нескольких целых хромосом
Появление дополнительных копий одной или нескольких хромосом

¹ В настоящее время установлено, что в эукариотических клетках основная масса ядерной ДНК и белков (гистонов) организована в нуклеосомы, которые представляют собой как бы бусы, нанизанные на нить. Каждая нуклеосома несет около 200 сдвоенных оснований и окружена четырьмя основными ядерными белками – гистонами (каждый из них представлен двумя молекулами). Нить, соединяющая между собой отдельные нуклеосомы, состоит из ДНК и гистона, но иного состава, чем те, которые входят в состав нуклеосом. – *Прим. ред.*

Вызываются мутации *мутагенными факторами* (их часто называют также *мутагенами*). Мутагенными факторами являются, например, различные виды излучения (см. «Очерк» в конце этой главы). Рентгеновские лучи или радиоактивное излучение могут вызвать в молекулах ДНК разрывы, приводящие иногда к утрате отдельных участков хромосом, что, как предполагают, может быть причиной некоторых форм рака. Некоторые химические вещества также вызывают изменения ДНК. Вещества, близкие по своей структуре к нуклеотидам, могут случайно включаться в ДНК. Другие вещества вступают во взаимодействие с нуклеотидами в цепи ДНК, воздействуют на химические группы, участвующие в образовании водородных связей при спаривании оснований, и изменяют таким путем способность нуклеотидов к спариванию. Во всех этих случаях при репликации ДНК с измененным нуклеотидом старой цепи спаривается «неправильный» нуклеотид. В последующих актах репликации эта ошибка передается всем потомкам данной молекулы ДНК.

Небольшое число мутаций безусловно полезно, потому что они порождают изменчивость в генетическом материале, ту самую генетическую изменчивость, которая служит «сырьем» для эволюции. Однако генетический материал современных организмов представляет собой продукт жесткого отбора на протяжении сотен миллионов лет. Изменения, которые в нем происходят, гораздо чаще вредят тонко сбалансированному аппарату живых клеток, нежели приносят ему пользу. Обычные частоты мутаций для разных генов в сперматозоидах и яйцеклетках человека лежат в пределах от 1 до 250 на миллион.

14.6. Генная инженерия и рекомбинантная ДНК

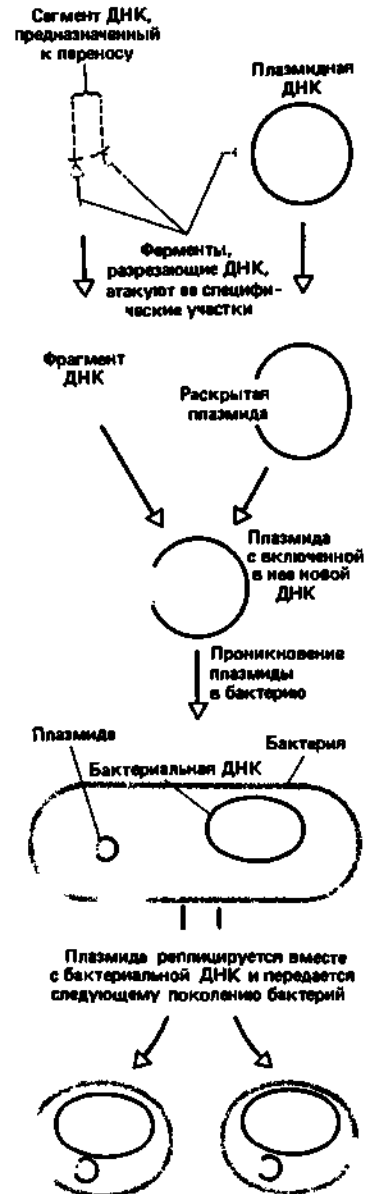
Последовательность нуклеотидов в ДНК определяет последовательность аминокислот в соответствующем белке. Процесс этот теперь так хорошо изучен, что можно получать в лаборатории отдельные фрагменты ДНК, кодирующие определенные белки. Х.Б. Корана (Har Bind Korana) создал искусственный ген и успешно ввел его в культуру бактерий.

Современный уровень наших знаний позволяет рассчитывать на успешное развитие совершенно новой технологии – *генной инженерии*, т.е. методов введения в клетку желательной для нас генетической информации. Некоторые исследователи предвидят даже такое время, когда станет возможным вводить в яйцеклетку человека или же в зародыш на ранних стадиях его развития какие-нибудь недостающие гены и тем самым избавлять людей от страданий, вызываемых генетическими болезнями. (Разумеется, генная инженерия может оказаться и крайне опасной, если ее попытаются применять в других целях; поэтому многие люди настойчиво требуют запретить все исследования в этой области.)

Один из методов генной инженерии уже получил развитие в наше время. Речь идет о создании рекомбинантной ДНК, т.е. о введении ДНК одного организма в клетки другого. Сейчас, например, многие гены высших организмов вводят в бактериальные клетки. Сначала ген, предназначенный к переносу, вводят путем сращения (*сплайсинга*) в небольшую кольцевую молекулу ДНК, называемую *плазмидой*. Эта плазида проникает в бактериальную клетку и здесь в дальнейшем разделяет судьбу бактериальной ДНК (рис. 14.14 и 14.15). Новый ген перед делением клетки реплицируется вместе с бактериальной ДНК, и бактерия получает возможность вырабатывать белок, кодируемый ее новой ДНК.



Рис. 14.14. Получение и клонирование рекомбинантной ДНК.



Поскольку бактерии размножаются очень быстро, эта методика позволяет биологам получать много идентичных копий интересующего их гена. Эти копии можно затем использовать для определения нуклеотидной последовательности данного гена или для получения его белкового продукта в тех случаях, когда такой продукт требуется в больших количествах. Первое практическое применение рекомбинантной ДНК связано с получением в промышленном масштабе некоторых важных белков. В 1982 г. Управление по санитарному надзору за качеством пищевых продуктов и медикаментов в США выдало па-

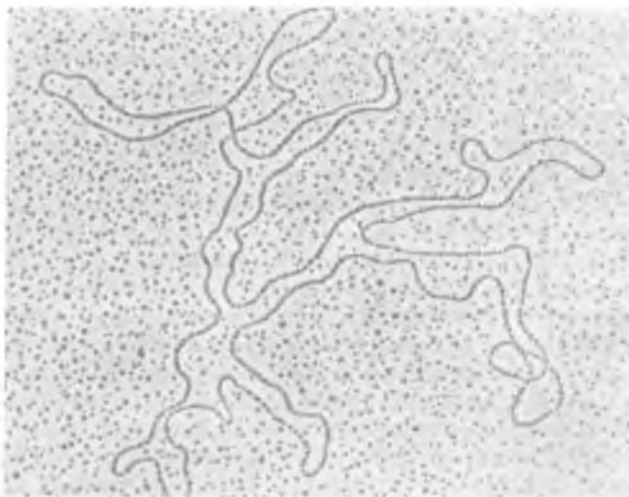


Рис. 14.15. Плазмида из бактериальной клетки. (Biophoto Associates.)

тент на производство первого такого белка – инсулина (гормона, в котором нуждаются миллионы людей, больных диабетом). До того весь инсулин получали, экстрагируя его из поджелудочных желез забиваемых коров и свиней, а это и сложно и дорого.

Разработаны также способы получения *интерферонов* – белков, подавляющих размножение вирусов. Интерфероны, вырабатываемые и выделяемые зараженными клетками, предохраняют соседние, здоровые клетки от заражения вирусом. Есть основания считать, что интерфероны могут давать очень хороший эффект при лечении вирусных заболеваний (в том числе бородавок и некоторых видов рака). В семидесятые годы интерферон для медицинских целей получали только одним весьма трудоемким путем, экстрагируя его из клеток человека; поэтому его было мало и он был очень дорог. В 1980–1982 гг. работникам одной фармацевтической фирмы удалось ввести в бактериальные клетки три гена человека, ответственных за синтез интерферона, так что скоро мы, по-видимому, будем получать этот препарат в достаточном количестве и по доступной цене. Первые попытки применить такой полученный на основе генной инженерии интерферон для лечения рака принесли разочарование; однако не исключено, что дело упирается здесь в чисто технические трудности, которые можно преодолеть.

Рекомбинантную ДНК пытаются применять также для получения безопасных вакцин и для выяснения того, как работают отдельные гены, в особенности те из них, которые участвуют в развитии организма. В области сельского хозяйства предпринимаются попытки вводить в те или иные культурные растения гены устойчивости к особо вредоносным болезням. Еще одно направление исследований связано с выделением генов, которые придают растениям семейства бобовых способность к симбиозу с азотфиксирующими бактериями. Эти бактерии, обитающие в корнях бобовых, переводят газообразный азот, из которого в основном и состоит наша атмосфера, в форму, доступную для растений. Если бы можно было перенести соответствующие

гены в другие культурные растения и затем заселить эти растения азотфиксирующими бактериями, то отпала бы необходимость в дорогих азотных удобрениях.

У высших организмов, т.е. у растений и животных, гены, выбранные для переноса, включают не в плазмиды, а в *мобильные элементы*. Мобильными элементами называют участки ДНК, способные перемещаться в пределах одной и той же хромосомы или от одной хромосомы к другой. При этом они часто захватывают с собой и какие-нибудь примыкающие к ним участки ДНК. Ученые используют эту особенность их поведения и сращивают выбранный ген с элементом, который может перенести его в новую клетку. Барбара Мак-Клинток (Barbara McClintock) обнаружила мобильные элементы у кукурузы еще несколько десятилетий назад, однако их считали неким курьезным отклонением, и лишь недавно такие элементы были открыты также у многих других организмов.

Ряд возможных применений генной инженерии остается пока еще мечтой, но в наше время мечты становятся явью гораздо быстрее, чем мы того ожидаем. Ученым удалось уже пересадить ген от плодовых мушек одной линии зародышам другой линии. Этот ген вводили в клетки, из которых в дальнейшем образуются репродуктивные органы. Когда из зародышей развились взрослые плодовые мушки, они передали своему потомству трансплантированный ген, а вместе с ним и рубиновые глаза вместо обычных для этих мушек коричневых.

Есть у этой медали и своя оборотная сторона. Многих пугает возможность какого-нибудь непредвиденного несчастья. Что если на волю вдруг вырвется штамм бактерии с геном, ответственным за образование какого-нибудь опасного токсина? Большинство ученых считает, однако, что вероятность этого чрезвычайно мала. Правда, в таких экспериментах используется бактерия *Escherichia coli*, а это – повсеместно распространенный вид, живущий в кишечнике человека. Но лабораторные штаммы этой бактерии существуют вне тела человека уже на протяжении многих тысяч генераций. Их эволюция за это время зашла настолько далеко, что им теперь трудно выжить вне пробирки. Уменьшает опасность и то обстоятельство, что работы с рекомбинантной ДНК регулируются правительством. Правила проведения таких работ вырабатываются совместно учеными, лицами, так или иначе связанными с этими исследованиями, и представителями государственных учреждений.

14.7. Вирусы

Вирусы – это частицы настолько простого строения, что их нередко вообще не считают живыми. Каждая вирусная частица состоит из одной молекулы генетического материала (ДНК или РНК), которая окружена оболочкой, состоящей главным образом из белка. Вирусы являются возбудителями многих болезней человека, животных и растений, так что в нашем сознании с ними обычно связываются одни неприятности. Между тем они оказались весьма полезным орудием для исследования структуры и путей репликации ДНК.

Одна из отличительных особенностей вирусов заключается в том, что они могут размножаться только в живых клетках. (Отсюда напрашивается интересный вывод: по-видимому, вирусы должны были появиться в процессе эволюции лишь после того, как появились настоящие клетки.) Оболочка вируса действует как шприц (см. рис. 14.5), впрыскивая его генетический материал в подходящую клетку. Здесь вирусная ДНК или РНК подчиняет себе генети-



Рис. 14.16. Электронная микрофотография бактерии *Escherichia coli*, зараженной вирусом (фагом T2). Черные шестиугольники внутри клетки – это новые фаговые частицы, образовавшиеся после того, как генетический материал

фага был введен в бактериальную клетку; обратите внимание на пустые оболочки фагов, прикрепленные к клеточной стенке. Тонковолокнистый материал в клетке – это ДНК. (По L. D. Simon, *Virology*, 38, 287, 1969.)

ческий аппарат клетки, вынуждая клетку синтезировать новые белки для оболочки вируса и новый вирусный генетический материал (рис. 14.16). Затем, все еще под воздействием вируса, клетка образует ферменты, которые в конце концов ее же и разрушают, высвобождая при этом множество, иногда сотни вирусных частиц. Так развиваются события при различных вирусных заболеваниях, например рините, инфекционном гепатите, полиомиелите, оспе, гриппе, бешенстве. Симптомы этих болезней обусловлены действием вирусных белков на организм.

Некоторым вирусам приписывают роль возбудителей рака (разд. 15.7).

Краткое содержание главы

Данные о том, что ДНК является генетическим материалом у всех организмов – от бактерий до огромных дубов, от палтуса и до человека, – были получены из разных источников:

1. При трансформации у бактерий наследственные признаки передаются от одной бактериальной клетки другой через ДНК.

2. Бактериофаг (т.е. вирус, поражающий бактерии) вводит в бактериальную клетку только свою ДНК и таким образом подчиняет себе весь аппарат этой клетки.

3. Все соматические клетки особей одного и того же вида содержат одинаковое количество ДНК (за незначительными исключениями); репродуктивные клетки содержат вдвое меньше ДНК. Представители разных видов отличаются друг от друга и по содержанию ДНК.

4. У всех представителей одного и того же вида соотношение азотистых оснований в ДНК одинаково.

Молекула ДНК имеет форму двойной спирали. Она напоминает закрученную в спираль веревочную лестницу, у которой роль «веревки» играют сахаро-фосфатные остовы двух ее цепей, а роль «перекладин» – пары оснований. Аденин образует пару с тиминном, а гуанин – с цитозином; каждое основание присоединяется к своему партнеру, находящемуся на противоположной цепи, с помощью водородной связи. В прокариотической клетке генетический материал представлен кольцевой двуспиральной молекулой ДНК; в ядрах эукариотических клеток находятся линейные хромосомы, состоящие из ДНК и белков.

ДНК реплицируется полуконсервативным способом: двойная спираль ДНК раскручивается и слабые водородные связи между основаниями разрываются. Ферменты строят новые цепи, связывая между собой нуклеотиды, комплементарные нуклеотидам каждой из двух исходных цепей спирали.

Мутациями называют наследуемые изменения в ДНК. Они вызываются такими мутагенами, как рентгеновские лучи, ультрафиолетовое излучение и различные химические соединения. Мутагены могут вызвать утрату или удвоение отдельных участков ДНК или какие-нибудь изменения в нуклеотидных последовательностях. Все эти изменения передаются потомству при последующих актах репликации ДНК.

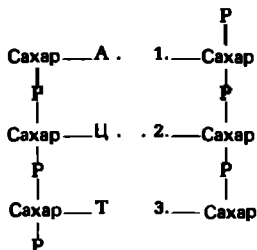
В опытах с рекомбинантной ДНК искусственно созданные гены или гены каких-нибудь высших организмов вводят в бактериальные клетки, которые после этого начинают вырабатывать белок, кодируемый данным геном. Методами генной инженерии удалось также осуществить перенос генов у высших организмов как в пределах вида, так и между особями разных видов. С появлением этих методов перед обществом встали новые проблемы морального плана.

Проверьте себя

Из предложенных здесь ответов к пп. 1, 2 и 3 выберите один наилучший.

1. Один из доводов в пользу того, что генетическим материалом является ДНК, заключается в следующем:
 - а) во всех соматических клетках данного индивидуума содержание и состав ДНК одинаковы, тогда как в его репродуктивных клетках содержание ДНК вдвое меньше;
 - б) белки в разных клетках данного индивидуума одинаковы, а ДНК различна; следовательно, именно ДНК представляет собой тот материал, от которого зависят различия между тканями;
 - в) ДНК – это самая большая макромолекула, обнаруженная в живых организмах;
 - г) ДНК содержится в ядрах клеток эукариотических организмов.
2. Нуклеотид состоит из:
 - а) А, Г, Т и Ц;
 - б) азотистых оснований;

- в) сахара, фосфатной группы и циклического азотсодержащего соединения;
 - г) сахаро-фосфатного остова
3. В молекуле ДНК:
- а) азотистые основания ковалентно связаны с фосфатными группами;
 - б) сахара присоединены ионными связями к азотистым основаниям;
 - в) сахара присоединены к азотистым основаниям водородными связями;
 - г) азотистые основания связаны друг с другом водородными связями;
 - д) сахара связаны с фосфатными группами ковалентными связями, а с азотистыми основаниями – водородными связями.
4. Ниже изображен участок молекулы ДНК. Укажите, каким основаниям соответствуют в нем цифры 1, 2 и 3:



5. Заполните в приведенном ниже тексте три пропуска, а из скобок перенесите в текст те слова, которые считаете правильными:
- В опыте Меселсона и Сталя, поставленном с целью выяснить механизм репликации ДНК, ^{15}N и ^{14}N использовали для того, чтобы различить а) _____ и б) _____. Исследователи пришли к выводу, что ДНК реплицируется полуконсервативно, после того как они нашли, что в ДНК первой новой генерации ^{15}N и ^{14}N содержались в одной и той же молекуле (в разных молекулах), а в ДНК второй новой генерации ^{15}N и ^{14}N распределялись, в) _____.

Вопросы для обсуждения

1. Почему яйцеклетки и сперматозоиды должны содержать вдвое меньше генетического материала, чем другие клетки тела?
2. Почему постоянство содержания ДНК в разных клетках организма считается доказательством того, что ДНК представляет собой генетический материал? Можно ли считать необходимым, чтобы разные клетки организма содержали одинаковую генетическую информацию? Возможно ли, чтобы в разных клетках данного организма генетическая информация была различной?
3. Каков биологический смысл того факта, что сахаро-фосфатные остовы двойной спирали скреплены ковалентными связями, а поперечные мостики между ее двумя цепями образованы за счет водородных связей?

4. У бактерий, с которыми работали Меселсон и Сталь, при выращивании в идеальных условиях новая генерация появляется каждые 20 мин. Сколько времени должно было пройти после переноса клеток в свежую среду с ^{14}N для того, чтобы можно было отбирать пробы клеток 1-, 2- и 3-й генераций?
5. В опытах Меселсона и Стала в 1-й генерации клеток обнаруживались гибридные молекулы ДНК, содержавшие ^{14}N и ^{15}N . Какую из предложенных ниже интерпретаций этого результата следует считать правильной:
 - а) результат согласуется с полуконсервативной репликацией;
 - б) результат согласуется и с полуконсервативной, и с дисперсивной репликацией;
 - в) результат не согласуется с консервативной репликацией;
 - г) ни дисперсивная, ни консервативная репликация не могут иметь места.
6. Почему приходится ограничивать дозу рентгеновских лучей, получаемую человеком в течение определенного периода времени? Какие органы нуждаются в особо надежной защите от облучения?

Очерк. Излучение и мутации

События нашего века показали нам всем, какие потенциальные опасности таит в себе облучение для живых организмов, в том числе и для человека. Главная такая опасность — это мутации.

С биологической точки зрения самым опасным представляется ионизирующее излучение, к которому относятся рентгеновские лучи и радиоактивное излучение, т. е. гамма-лучи и такие частицы, как нейтроны, альфа-частицы (ядра атомов гелия) и т. п. (оно возникает в результате распада радиоактивных элементов, присутствующих в земной коре и в космическом пространстве). Ионизирующее излучение обладает достаточной энергией, чтобы вызвать ионизацию тех или иных веществ, выбивая из них электроны. Ионизирована может быть, например, вода. Такая вода, H_2O^+ , обладает высокой реакционной способностью и потому может вызывать в клетке совершенно необычные реакции.

В больших дозах ионизирующее излучение разрушает и губит клетки. Значительно меньшие дозы приводят к другим эффектам, из которых на первом месте по своему значению стоят разрывы в молекулах ДНК. Сильно поврежденная ДНК утрачивает способность реплицироваться, а следовательно, и клеточное деление становится невозможным. Менее выраженные повреждения могут проявляться в форме мутаций, которые при делении клеток передаются потомкам. Предполагают, что некоторые виды рака, характеризующегося, как известно, быстрым клеточным делением (см. разд. 15.7), вызываются возникновением такого рода мутаций в соматических клетках.

По некоей иронии природы ионизирующее излучение (в соответствующих дозах) можно применять и для лечения рака — путем подавления клеточного деления. Клетки особенно чувствительны к радиационным повреждениям непосредственно перед делением. Опухолевые клетки делятся гораздо чаще, нежели окружающие их здоровые клетки; поэтому облучение больного органа вызывает гибель или прекращение деления главным образом в опухолевых клетках, а не в здоровых.

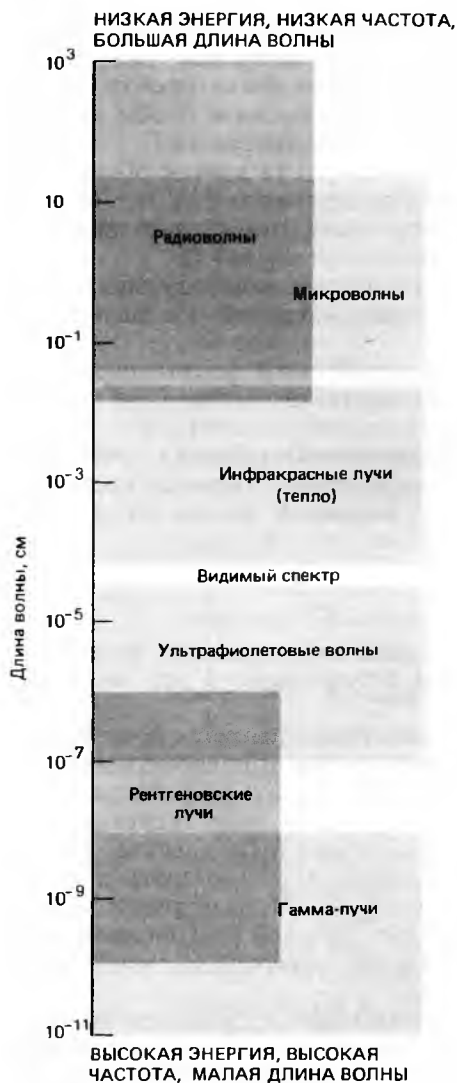


Рис. 14.17. Шкала электромагнитных волн.

Ультрафиолетовое излучение (УФ) занимает определенную часть спектра электромагнитного излучения (рис. 14.17). Источником УФ является Солнце или лампы «черного» света. Нуклеиновые кислоты поглощают УФ, что может вызвать в них стойкие повреждения. Ультрафиолетовое излучение способно также убивать клетки; в лабораториях его применяют для стерилизации тех приборов и инструментов, которые нельзя стерилизовать нагреванием или с помощью химических средств. Воздействие УФ в меньших дозах может вызывать мутации, в том числе и такие, которые ускоряют (как, например, при раке кожи) или, напротив, замедляют деление клеток. Именно замедление клеточного деления является причиной того, что у светлокотжих людей под влиянием избытка солнечного света кожа быстро стареет и вянет: поврежденные

клетки не замещаются при этом новыми с должной скоростью. Темная кожа содержит черный пигмент меланин, который поглощает УФ, не давая ему достичь ДНК живых клеток. Поэтому у темнокожих людей реже наблюдаются как преждевременное старение, так и рак кожи. В отличие от рентгеновских и гамма-лучей УФ легко поглощается водой, присутствующей в живых тканях, и потому не проникает дальше кожи. В силу этого УФ не вызывает рака внутренних органов.

Оба фактора, о которых мы говорили выше, т.е. ионизирующее излучение (от распада радиоактивных элементов в горных породах и в нашем собственном теле) и ультрафиолетовое излучение (от Солнца), составляют часть нашей естественной среды. По имеющимся оценкам, около 50% ионизирующего излучения, воздействующего на «среднего» американца начиная с 1940 г.,—это природное излучение от горных пород, из космического пространства и т.п., или так называемый фон. Дополнительным облучением мы обязаны нашей «цивилизации». Его источниками являются:

- 2%—осадки, выпадающие при ядерных взрывах;
- 0,2% (или меньше)—атомные электростанции и их отходы;
- 40%—рентгеновские аппараты, используемые в медицине;
- 2%—цветные телевизоры и т.п.

Большинство экспертов считает целесообразным сократить использование рентгеновских лучей в медицинских целях.

Очень трудно сказать, какое превышение над естественным радиационным фоном (а он неустраним) можно считать допустимым. Во-первых, далеко не просто определить сам фоновый уровень радиации; он сильно варьирует для разных людей в зависимости от их места жительства, рода занятий, индивидуальных привычек и т.п. Во-вторых, повреждения, вызываемые определенной дозой радиации, также неодинаковы: они зависят от того, на какие ткани организма и на какие молекулы воздействует излучение, а это предсказать невозможно.

Третья переменная—это способность тканей восстанавливать повреждения. Во всех клетках обычно присутствуют ферменты, способные устранять ошибки в спаривании нуклеотидов. (Любопытно, что некоторые ферменты, исправляющие повреждения, вызванные ультрафиолетовым излучением, активируются светом, т.е. фактором той же самой природы, что и нанесший повреждение.) Эта репарация, однако, не всегда бывает совершенной, и потому облучение иногда вызывает рак и некоторые другие заболевания.

Глава 15

Синтез белка и генный контроль

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Описать генетический код и объяснить, почему он должен быть триплетным.
2. Исходя из данной кодирующей цепи ДНК и таблицы кодонов, определить комплементарную нуклеотидную последовательность матричной РНК, а также указать, какие кодоны из этой последовательности будут участвовать в синтезе пептида и какая аминокислотная последовательность образуется в результате трансляции.
3. Охарактеризовать роль ДНК, матричной РНК, транспортной РНК, рибосом и аминокислот в процессе белкового синтеза.
4. Перечислить отдельные этапы белкового синтеза на уровне рибосом.
5. Рассказать, как регулируется транскрипция ДНК в РНК у прокариот.
6. Объяснить смысл термина «клеточная дифференцировка» и описать, как протекает этот процесс.
7. Указать три признака, по которым раковые клетки отличаются от нормальных.

Из гл. 14 мы узнали, что генетическая информация организма заключена в его ДНК. Значительную часть этой информации составляют программы, определяющие, в какой последовательности должны объединяться аминокислоты при образовании какого-нибудь полипептида или белка. Как же, однако, переводится эта информация из ДНК в тот или иной функциональный белок?

Мы знаем теперь, что нуклеотидная последовательность ДНК – это «генетический код», определяющий последовательность аминокислот в белке. В середине шестидесятых годов биохимикам удалось выяснить, как аминокислоты включаются в состав белка, подчиняясь инструкциям, закодированным в ДНК. Было установлено, что другой тип нуклеиновой кислоты, РНК, выступает в этом процессе в качестве посредника, переносящего генетическую информацию от ДНК к белоксинтезирующему аппарату клетки (рис. 15.1).

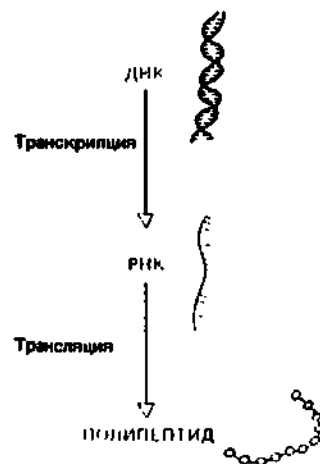


Рис. 15.1. Генетическая информация, заключенная в нуклеотидной последовательности ДНК, переписывается в нуклеотидную последовательность РНК и в конечном итоге находит свое выражение в аминокислотной последовательности соответствующего полипептида (белка).

В этой главе мы познакомимся с генетическим кодом и узнаем, как пользоваться этим кодом для установления последовательности аминокислот, закодированной в данной последовательности нуклеотидов. Разумеется, в клетках, синтезирующих белок, нет человечков, которые бы, вооружившись кодом, решали, какую очередную аминокислоту нужно вставить в белок. «Расшифровку» осуществляют особые молекулы, обладающие высокоспецифичной конфигурацией и несущие электрические заряды. Положение этих молекул друг относительно друга очень точно определено, и, работая согласованно, они создают предписанный кодом белок.

Перенос генетической информации от ДНК через РНК к полипептидам и белкам называют *экспрессией* (проявлением) *гена*. Здесь под геном подразумевается участок молекулы ДНК, выполняющий определенную функцию. Многие гены несут в себе информацию, необходимую для образования молекул РНК, а часть молекул РНК в свою очередь содержит информацию для синтеза того или иного полипептида. Имеются в ДНК и участки, регулирующие активность других генов. Такие участки называются *регуляторными генами*. Регуляторные гены взаимодействуют с другими молекулами и таким образом оказывают влияние на синтез белков в данной клетке. Клетка может вырабатывать разные белки или разные количества одних и тех же белков в различные периоды своей жизни.

В этой главе мы расскажем, каким образом генетическая информация, содержащаяся в ДНК, воплощается в функциональный белок и как регулируется синтез белка в зависимости от потребностей клетки. Это — главные вопросы, стоящие перед генетикой на молекулярном уровне. Мы увидим также, что выяснение механизма регуляции белкового синтеза служит ключом к двум важнейшим направлениям в современных медицинских исследованиях — к изучению зародышевого развития и к пониманию природы рака.

15.1. РНК и ДНК

В сороковых годах в результате изучения поджелудочной железы и других органов, вырабатывающих много белка, стало ясно, что для белкового синтеза наряду с ДНК необходима также и РНК. Поскольку ДНК оставалась

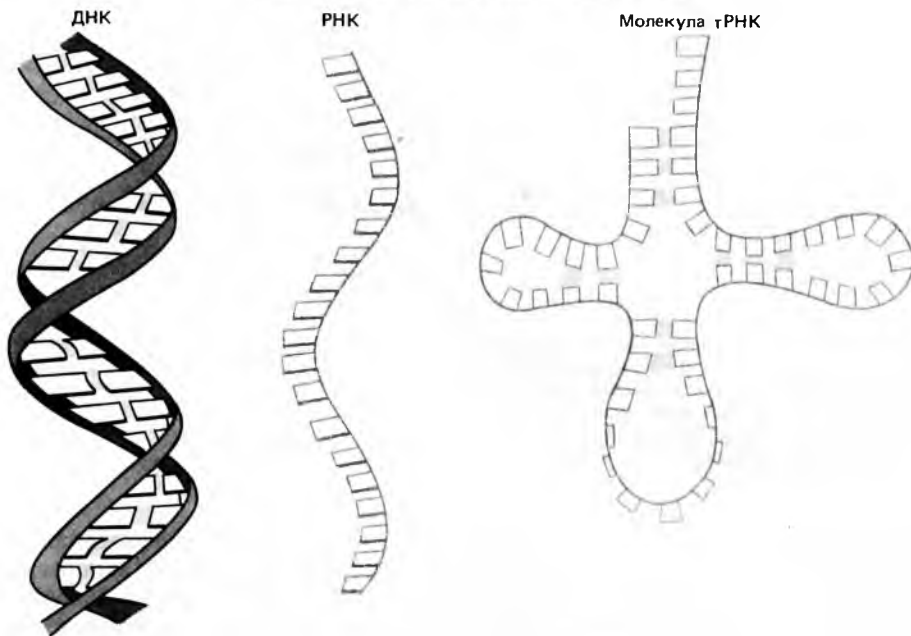


Рис. 15.2. Молекулы ДНК по большей части двухцепочечные и закручены в спираль. Молекулы РНК всегда одноцепочечные, но они мо-

гут изгибаться, образуя петли, удерживаемые короткими участками со спаренными основаниями, как это показано на схеме.

в ядре этих эукариотических клеток, а РНК находилась в цитоплазме (т.е. именно там, где протекает синтез белка), представлялось вероятным, что РНК непосредственно участвует в синтезе белка.

ДНК и РНК построены из одних и тех же мономерных звеньев – нуклеотидов, но между этими двумя нуклеиновыми кислотами имеются и некоторые различия. Во-первых, несколько различаются входящие в их состав сахара: РНК содержит рибозу, а ДНК – дезоксирибозу, в молекуле которой число атомов кислорода на единицу меньше. [Это отражено и в названиях: рибонуклеиновая кислота (РНК) и дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК).] Во-вторых, три азотистых основания – аденин (А), гуанин (Г) и цитозин (Ц) – в нуклеотидах РНК и ДНК одинаковы; четвертое же основание у этих двух нуклеиновых кислот различно: в состав нуклеотидов РНК входит урацил (У), а в соответствующих нуклеотидах ДНК – сходное с ним азотистое основание тимин (Т). В-третьих, у РНК молекулы одноцепочечные, а у ДНК – двухцепочечные. Однако молекула РНК может, изгибаясь, образовывать петли, и такие ее участки напоминают двухцепочечные, потому что часть оснований на одной ветви петли соединяется водородными связями с основаниями на другой ее ветви (рис. 15.2).

РНК синтезируется на ДНК-матрице. Этот процесс носит название *транскрипции* (переписывания). При этом часть двойной спирали ДНК раскручивается, и вдоль одной из ее цепей движется особый фермент, который выстраивает нуклеотидные мономеры РНК против их партнеров на цепи ДНК и соединяет эти мономеры друг с другом, так что образуется длинная цепь РНК (рис. 15.3). Правила спаривания оснований, с которыми мы познакоми-



Рис. 15.3. Транскрипция: синтез РНК на ДНК-матрице.

лись, когда говорили о ДНК, соблюдаются и в этом случае, т.е. гуанин спаривается с цитозином, а тимин ДНК спаривается с аденином РНК; урацил же РНК спаривается с аденином ДНК.

На ДНК-матрице образуются три типа РНК: матричная, транспортная и рибосомная. В виде *матричной РНК (мРНК)* генетические инструкции по синтезу полипептидов передаются от ДНК к белоксинтезирующему аппарату клетки, т.е. к рибосомам. *Транспортная РНК (тРНК)* доставляет к рибосомам аминокислоты, и здесь из этих аминокислот строится полипептидная цепь. Каждую аминокислоту переносит особый, именно для нее предназначенный вид тРНК. *Рибосомная РНК (рРНК)* является главным компонентом рибосом. В клеточной ДНК имеются гены, ответственные за синтез всех трех типов РНК. Отметим, что только гены матричной РНК содержат информацию по синтезу белков.

Молекула мРНК образуется в результате транскрипции одного из генов, так что в ней содержится та же информация по синтезу полипептида, что и в этом гене. Процесс, посредством которого генетическая информация мРНК воплощается в структуру полипептида, называют *трансляцией* (переводом). (Нуклеиновые кислоты и полипептиды—это молекулы двух разных классов, у каждого из которых свой «алфавит»: в одном случае буквами «алфавита» служат нуклеотиды, а в другом—аминокислоты.) Чтобы понять, как различные типы РНК взаимодействуют в процессе трансляции, надо прежде всего знать, как закодирована в молекулах ДНК и мРНК генетическая информация.

15.2. Генетический код

Белки выполняют в организме множество функций: они катализируют биохимические реакции, осуществляют все виды клеточных движений и создают различные компоненты клеточных органелл, иными словами, от них зависит вся жизнедеятельность организма. Насколько эффективно работает тот или иной белок, зависит от его структуры, сама же структура в конечном счете определяется последовательностью аминокислот в его полипептидных цепях. (Напомним, что молекулы некоторых белков состоят из более чем одной полипептидной цепи; молекула гемоглобина, например, состоит из четырех

А
Ц
Г
У

16 СОЧЕТАНИИ ИЗ
ЧЕТЫРЕХ БУКВ ПО ДВЕ

АА АЦ АГ АУ
ЦА ЦЦ ЦГ ЦУ
ГА ГЦ ГГ ГУ
УА УЦ УГ УУ

Рис. 15.4. Возможные сочетания по два при четырехбуквенном коде.

полипептидных цепей (см. рис. 9.25). Сначала синтезируются отдельные полипептиды, а затем происходит сборка полипептидов в белок.)

Биохимики пришли к заключению, что генетическая информация должна — прямо или косвенно — определять последовательность аминокислот в полипептидах, а тем самым и их структуру. Поскольку ДНК и полипептиды представляют собой линейные (неразветвленные) молекулы, естественно напрашивается мысль, что порядок нуклеотидов в ДНК определяет порядок аминокислот в полипептидах.

Но каким же образом аминокислотная последовательность полипептида закодирована в структуре молекулы ДНК? В ДНК четыре вида нуклеотидов, и, значит, «алфавит» генетического кода состоит, очевидно, из четырех букв. Поскольку в белках встречается 20 различных аминокислот, ясно, что каждая из них не может определяться только одной такой буквой, ибо в этом случае 16 «лишних» аминокислот вообще не имели бы шансов попасть в белок. Не могут «слова» генетического языка состоять и из двух букв, потому что из четырех букв можно составить не более 16 пар, что все еще слишком мало (рис. 15.4). Число же различных сочетаний по три (триплетов) из четырех букв равно 64, а этого уже хватает с избытком. Таким образом, наименьшая возможная длина «слова», определяющего ту или иную аминокислоту в «генетическом языке», — это три нуклеотида.

К началу шестидесятых годов накопилось уже довольно много данных в пользу триплетности генетического кода. Неизвестно было, однако, какой триплет кодирует каждую конкретную аминокислоту. Биохимикам удалось разработать методику приготовления искусственных РНК с известной последовательностью нуклеотидов. Когда эти искусственные РНК вводили в растворы, содержавшие рибосомы, аминокислоты, транспортные РНК и прочие вещества, необходимые для белкового синтеза, они направляли синтез полипептидов.

В 1961 г. ученые обнаружили, что в присутствии искусственной РНК, содержащей одни только урациловые нуклеотиды, синтезируется полипептидная цепь, состоящая из остатков одной-единственной аминокислоты, а именно из фенилаланина. Стало ясно, что кодовому «слову» УУУ в РНК соответствует аминокислота фенилаланин. (В ДНК кодом для нее должен быть комплементарный триплет нуклеотидов, т.е. ААА.) Труднее было выявить аминокислоты, кодируемые триплетными, состоящими из разных «букв»; однако уже к 1965 г. был расшифрован весь генетический код.

Кодовые «слова», или *кодоны*, которые несет в себе матричная РНК, пока-

Таблица 15.1. Кодоны информационной ДНК¹⁾

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

¹⁾ Чтобы найти аминокислоту, определяемую данным кодоном, начните со строки, относящейся к первому основанию кодона (слева), и двигайтесь вдоль этой строки до столбца, расположенного под вторым основанием кодона. Затем найдите третье основание кодона – в крайнем правом столбце. Три стоп-кодона отмечают положение, в котором рибосома прекращает считывание мРНК и обрывает синтез полипептидной цепи. Кодон АУГ служит сигналом для начала синтеза полипептида.

Для аминокислот приняты следующие сокращения: Ала – аланин; Арг – аргинин; Асн – аспарагин; Асп – аспарагиновая кислота; Вал – валин; Гис – гистидин; Гли – глицин; Глн – глутамин; Глу – глутаминовая кислота; Иле – изолейцин; Лей – лейцин; Лиз – лизин; Мет – метионин; Про – пролин; Сер – серин; Тир – тирозин; Тре – треонин; Три – триптофан; Фен – фенилаланин; Цис – цистеин.

заны в табл. 15.1. Обратите внимание, что 3 из 64 триплетов не кодируют никаких аминокислот: УАА, УАГ и УГА – это стоп-сигналы, обрывающие синтез полипептидной цепи. Число кодонов для аминокислот равно, таким образом, 61. Поскольку многие аминокислоты кодируются более, чем одним кодоном, код является *вырожденным*.

Перемещаясь вдоль молекулы матричной РНК и считывая по три ее нуклеотида, можно получить кодоны, которые будут транслироваться в определенную аминокислотную последовательность. Это означает, что слова в генетическом коде для полипептидной цепи не перекрываются. Если бы код был перекрывающимся, т.е. если бы второе слово начиналось со второй или третьей буквы первого слова и т.д., то его возможности были бы очень ограничены. (Представьте себе, что вам пришлось бы писать все фразы только таким способом!)

Известно также, что слова в генетическом коде стоят непосредственно друг за другом, без пробелов, которые обозначали бы начало или конец кодона. Закодированное сообщение должно считываться, следовательно, с какой-то определенной начальной точки, иначе вся последовательность будет прочитана неверно. Допустим, что в РНК мы имеем последовательность УЦУАГАГЦУА, которая, если прочитать ее слева направо, будет кодировать аминокислотную последовательность сер–арг–ала. Если, однако, мы начнем ее

читать не с начала, а со второго нуклеотида (Ц), то получится совершенно иная аминокислотная последовательность лей—глу—лей.

Из сказанного выше видно, что мутация в ДНК гена может изменить и кодируемый этим геном белок. Мутация может выразиться в добавлении, утрате, перестройке или изменении одного или нескольких нуклеотидов в ДНК (см. табл. 14.2). Знакомая с генетическим кодом по табл. 15.1, нетрудно заметить, что изменение третьего нуклеотида кодона часто остается без последствий: в полипептидную цепь включается та же самая аминокислота. Однако изменение первого или второго нуклеотида чаще всего приводит к тому, что на определенное место в полипептидной цепи включается уже иная кислота, тогда как все прочие аминокислоты в этом полипептиде остаются неизменными. Добавление или утрата одного из нуклеотидов может иметь катастрофические последствия, потому что вызовет сдвиг рамки считывания, а значит, и изменение всех аминокислот от места, затронутого мутацией, до самого конца полипептидной цепи. (Этот случай напоминает пример, приведенный в разд. 15.1.) Мутации бесконечно разнообразны и столь же разнообразно их влияние на кодируемый данным геном белок: от полного отсутствия изменений до изменений столь серьезных, что клетка уже не может синтезировать функциональный белок.

У эукариот между генами многих полипептидов вставлены участки ДНК, не содержащие информации ни для какого полипептида. Смысл такого странного расположения нам не ясен. При транскрипции, т.е. во время синтеза мРНК, участки некодирующейся ДНК тоже транскрибируются, но затем они удаляются из мРНК еще до трансляции (т.е. до ее перевода в полипептид).

Встречается и другая крайность: у некоторых вирусов, а возможно, и у некоторых бактерий есть перекрывающиеся гены, имеющие общие участки ДНК. Это, по-видимому, приспособление, позволяющее сэкономить место, что особенно важно для таких крошечных существ. Конец одного гена может совпадать с началом другого, или один ген может заключать в себе еще какой-нибудь второй ген. У одного вируса обнаружено перекрывание генов, при котором два гена начинаются в одной и той же точке: первый ген заканчивается у стоп-кодона, но белоксинтезирующий аппарат иногда перескакивает через этот стоп-сигнал и продолжает синтезировать белок вдоль матричной РНК до тех пор, пока он не дойдет до второго стоп-сигнала. Вирусу нужны оба белка, как короткий, так и длинный.

15.3. Синтез белка

Для синтеза белка необходимы рибосомы (построенные из белка и рибосомной РНК), транспортные РНК (рис. 15.5), матричная РНК, аминокислоты и, наконец, различные ферменты.

До сих пор неясно, как начинается трансляция мРНК в полипептид у эукариот. У прокариот синтез белка начинается с того, что к рибосоме присоединяется кодон АУГ молекулы мРНК.

Каждую аминокислоту доставляет к рибосоме особый, специфичный именно для нее вид тРНК. Каким образом обеспечивается присоединение аминокислоты к соответствующему виду тРНК? Это достигается при участии ферментов. Разные аминокислоты отличаются одна от другой конфигурацией своих молекул; такого же рода различия существуют и между разными видами тРНК. Определенный фермент способен узнавать и связывать с соответствующей тРНК только данную аминокислоту, после чего тРНК может пере-

Рис. 15.5. Два ключевых участка молекулы транспортной РНК: конец, присоединяющий аминокислоту, и петля, несущая три основания антикодона. Эти основания соединяются путем комплементарного взаимодействия с тремя основаниями кодона мРНК; благодаря этому на соответствующее место в полипептиде становится «правильная» аминокислота.

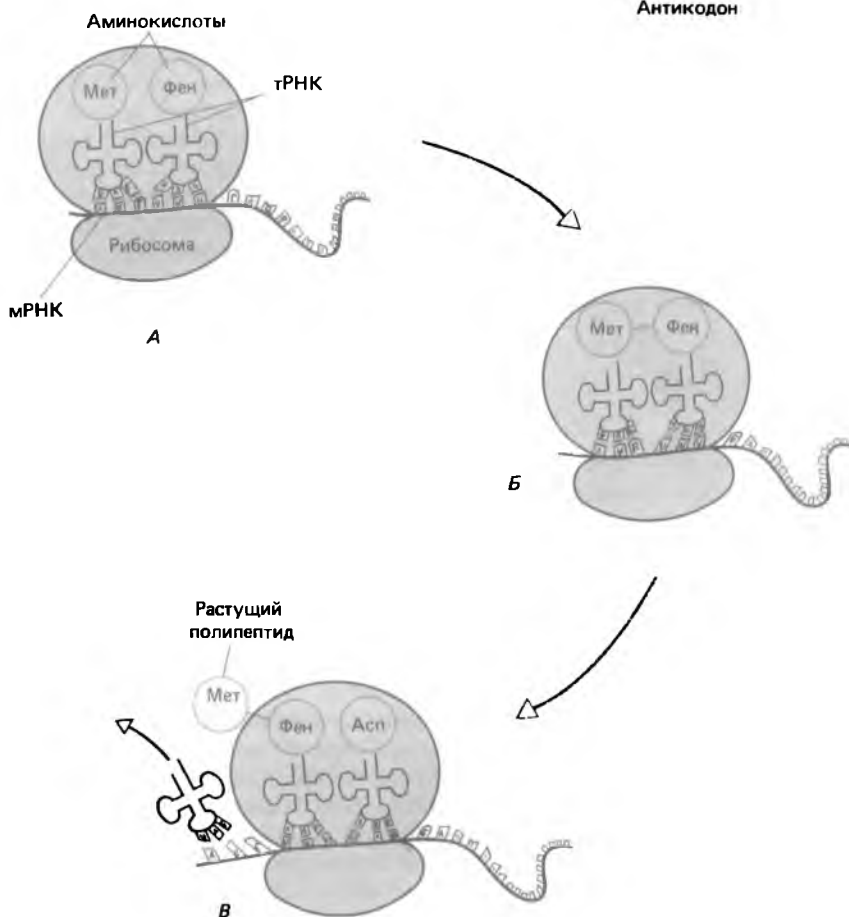


Рис. 15.6. Отдельные этапы синтеза белка. А. мРНК присоединяется к рибосоме. Антикодоны первых двух тРНК спариваются с кодонами мРНК. Б. Фермент связывает аминокислоты друг с другом, освобождая первую аминокислоту от ее тРНК. В. Первая тРНК покидает рибосому, чтобы подобрать новую молекулу аминокислоты.

Рибосома перемещается вдоль мРНК и на ней оказывается теперь третий кодон. Антикодон третьей тРНК спаривается с основаниями третьего кодона. Вторая аминокислота соединяется с третьей, а вторая тРНК покидает рибосому. Все это повторяется до тех пор, пока рибосома не дойдет до стоп-кодона.

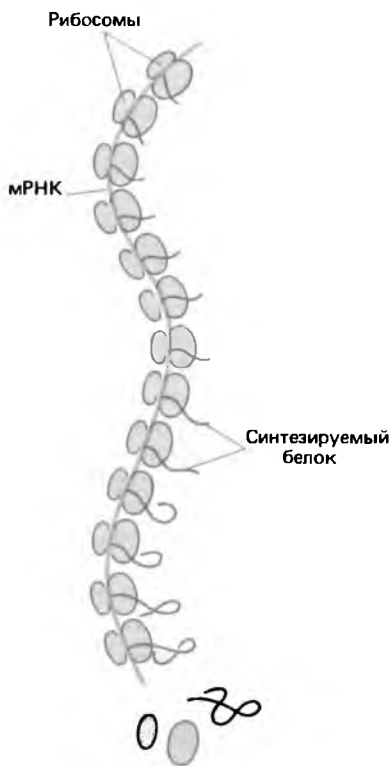


Рис. 15.7. В трансляции одной молекулы мРНК может участвовать одновременно несколько рибосом. Таким образом, синтезируется много копий закодированных в ней белков.

нести аминокислоту к рибосоме. Здесь тРНК удерживает аминокислоту на месте до тех пор, пока она не присоединится к растущей полипептидной цепи.

В молекуле тРНК одна ее часть присоединяет аминокислоту, а другая, *антикодон*, спаривается с кодоном мРНК, определяющим эту аминокислоту. Антикодон содержит три основания, комплементарные трем основаниям, входящим в состав кодона (рис. 15.5). Например, антикодоном тРНК, переносящей аминокислоту метионин, служит триплет УАЦ, который спаривается с кодоном АУГ мРНК.

После того как первая тРНК со своей аминокислотой присоединится к комплексу мРНК–рибосома, рядом с ней присоединяется тРНК, антикодон которой комплементарен второму кодону мРНК. Затем фермент связывает между собой две аминокислоты, доставленные этими двумя тРНК, которые пока все еще остаются присоединенными к комплексу. После этого метиониновая тРНК покидает рибосому, чтобы присоединить новую молекулу метионина. Тем временем рибосома продвигается вдоль мРНК и вторая тРНК с присоединенной к ней аминокислотой занимает место первой; на рибосоме оказывается теперь третий кодон, к которому вскоре присоединяется своим антикодоном соответствующая тРНК. Все это повторяется многократно, до тех пор, пока рибосома не дойдет до стоп-кодона на мРНК (рис. 15.6).

Одна молекула мРНК может заключать в себе инструкции для синтеза нескольких полипептидных цепей. Кроме того, большинство молекул мРНК транслируется в белок более одного раза. К одной молекуле мРНК прикре-

пляется обычно много рибосом (их может быть всего несколько, но может быть и больше ста), которые движутся вдоль нее, транслируя при этом ее инструкции (рис. 15.7). В конце концов ферменты разрушают эту молекулу мРНК, расщепляя ее до отдельных нуклеотидов. Среднее время жизни одной молекулы мРНК в бактериальной клетке составляет около двух минут, но в клетках высших организмов некоторые молекулы мРНК могут работать в течение многих дней.

15.4. Антибиотики

Лечебное действие ряда *антибиотиков* (антибиологических агентов) основано на подавлении синтеза белка у возбудителя болезни. Поскольку рибосомы бактерий несколько отличаются от рибосом эукариотических клеток, некоторые антибиотики подавляют синтез белка только у бактерий, не нарушая его в клетках организма-хозяина. Есть и такие антибиотики, которые подавляют синтез белка во всех клетках; их применение при бактериальных и грибковых заболеваниях основано на том, что у этих паразитов синтез белка протекает обычно быстрее, нежели у их хозяев. *Тетрациклин* препятствует связыванию транспортных РНК с рибосомами. *Пуромицин* связывается с рибосомой и присоединяется к растущей полипептидной цепи; а так как пуромицин не может перемещаться на рибосоме, то дальнейший синтез белка в его присутствии приостанавливается. *Циклогексимид*, блокирующий синтез белка только на рибосомах небактериальных клеток, применяется при грибковых заболеваниях.

15.5. Регуляция синтеза белка

Клеточная ДНК несет в себе генетическую программу, необходимую для синтеза сотен различных белков, однако в каждый данный момент клетка синтезирует только те белки, которые нужны ей в это время. Представим себе колонию бактерий, растущую в лаборатории. Бактерии могут иногда расти на питательной среде, содержащей одни только минеральные соли и какой-нибудь один источник органического углерода, например глюкозу. В таких условиях клеткам приходится синтезировать все ферменты, необходимые для того, чтобы образовать из глюкозы многие требующиеся им органические соединения. Перенесем теперь часть этих бактерий на обогащенную среду (содержащую помимо неорганических соединений ряд сахаров, аминокислот, витаминов и других малых органических молекул). Клетки начнут поглощать из среды готовые питательные вещества, так что ферменты, катализирующие образование этих веществ, станут ненужными. Гены, ответственные за синтез ненужных ферментов, выключатся, т.е. перестанут транскрибироваться в мРНК. Клетки, которым не надо будет расходовать энергию и время на образование этих ферментов, смогут расти гораздо быстрее.

Выше мы отметили, что среднее время жизни молекулы бактериальной мРНК составляет около двух минут. После этого она расщепляется до нуклеотидов, которые используются для образования новых молекул мРНК. Разрушая старые молекулы мРНК и образуя новые, клетка может довольно строго регулировать как тип продуцируемых белков, так и их количество. Это – регуляция на уровне транскрипции. Возможна также регуляция на уровне трансляции, главным образом у эукариот. В этом случае регуляция опреде-

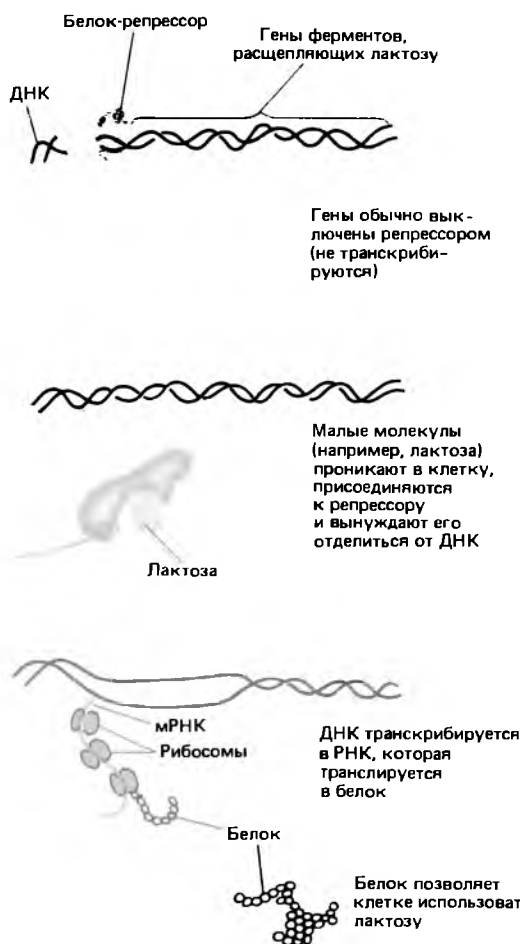


Рис. 15.8. Регуляция синтеза белка: как происходит включение генов в присутствии субстратов ферментов, закодированных в этих генах.

ляет, какие мРНК транслируются рибосомами и как часто они транслируются. Что, однако, определяет, какие именно белки должна производить клетка?

Регуляция у бактерий. В 1961 г. Франсуа Жакоб (Francois Jacob) и Жак Моно (Jacques Monod) опубликовали результаты своих исследований по регуляции белкового синтеза у бактерий; за эту работу, признанную теперь классической, они были удостоены впоследствии Нобелевской премии. У бактерий имеется ряд регуляторных генов, кодирующих белки, которые регулируют активность других генов. Белок-репрессор может связываться с определенным участком ДНК и тем самым препятствовать связыванию РНК-синтезирующих ферментов. Репрессор выключает определенный ген или группу смежных генов, потому что транскрипция закодированной в них генетической информации становится при этом невозможной. Конечно, при этом клетка не может синтезировать и соответствующие белки.

Что происходит, когда клетке требуется перевести гены из положения «выключено» в положение «включено»? Жакоб и Моно изучили группу генов, кодирующих белки, которые участвуют в превращениях сахара лактозы у бакте-

рии *Escherichia coli* (эта бактерия – постоянный обитатель кишечника человека и в то же время классический экспериментальный объект). Если *E. coli* получает в качестве источника углерода глюкозу или сахарозу, то она не нуждается в белках, кодируемых генами, ответственными за превращения лактозы, и эти гены выключаются белком-репрессором. Но если перенести бактериальные клетки на среду, содержащую лактозу, то часть молекул лактозы проникает в клетки и соединяется здесь с репрессором. Это вызовет в репрессоре изменение, вследствие которого он уже не сможет оставаться связанным с ДНК, а значит, и не сможет блокировать синтез РНК. Теперь к ДНК смогут присоединиться РНК-синтезирующие ферменты и начнется транскрипция генов в мРНК (рис. 15.8). В рибосомах на этих мРНК будут синтезироваться соответствующие белки, которые позволят клетке поглощать лактозу из среды и использовать ее, как только она окажется в клетке.

В этом случае, следовательно, присутствие определенного вещества (лактозы) обуславливает удаление репрессорного белка и делает возможным образование ферментов, необходимых для использования этого вещества. Такой механизм позволяет в случае необходимости «включать» (транскрибировать) ген, который в обычное время «выключен».

У прокариотических клеток имеются также механизмы, выключающие гены, если их продукты становятся почему-либо ненужными. В обычное время, например, гены ферментов, синтезирующих аминокислоту гистидин, «включены». Если же гистидин накапливается в клетке, то часть его связывается с неактивным белком-репрессором и изменяет его тем самым так, что он превращается в полноценный репрессор и выключает гены ферментов, катализирующих синтез гистидина. Впрочем, многое в регуляции белкового синтеза у прокариот все еще остается неясным.

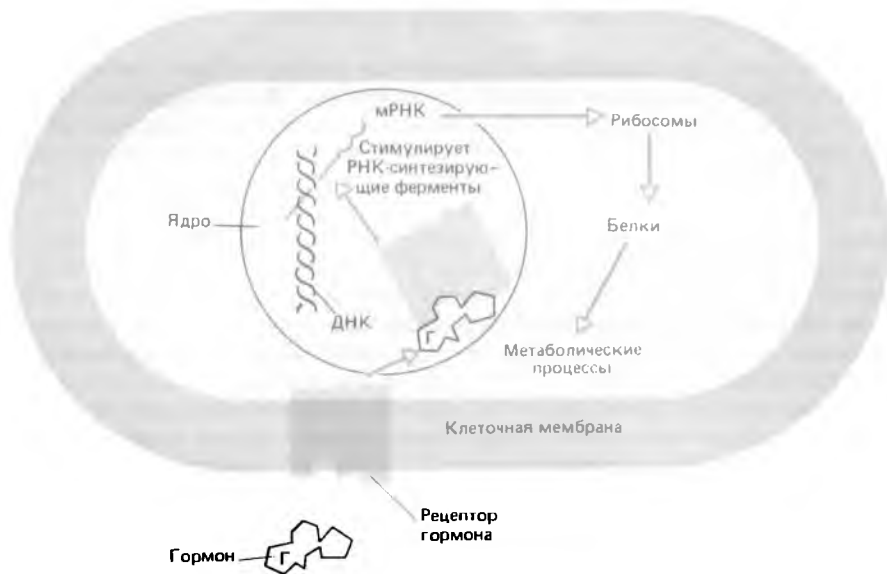


Рис. 15.9. Действие стероидных гормонов, изменяющее транскрипцию. Гормон связывается с рецептором в клеточной мембране и вместе

с ним направляется к клеточному ядру. Здесь он стимулирует транскрипцию определенных генов в мРНК.

Регуляция у высших организмов. У эукариот регуляция белкового синтеза еще сложнее и еще менее понятна. Ясно, что регуляция должна осуществляться на многих этапах, ведущих от ДНК к белку. Некоторые белки усиливают транскрипцию определенных генов и тем самым противостоят влиянию других белков, которые удерживают молекулы ДНК в свернутом виде, т.е. препятствуют синтезу РНК.

В эукариотических клетках, так же как и в прокариотических, образование определенных ферментов индуцируется присутствием их субстратов. В качестве примера такой индукции укажем, что наличие в крови алкоголя индуцирует в клетках печени усиленный синтез фермента, разрушающего алкоголь. Для этого, однако, может потребоваться несколько часов или даже несколько суток (тогда как у бактерий для индукции синтеза фермента достаточно нескольких минут). Именно по этой причине одна и та же доза алкоголя может вызвать у непьющего человека более тяжелую интоксикацию, нежели у того, кто пьет регулярно.

Действие стероидных гормонов также основано на усилении транскрипции определенных генов. У позвоночных, например, стероидные половые гормоны необходимы для полового созревания. Эти гормоны присоединяются к особым рецепторным белкам в клеточной мембране. Рецептор переносит гормон в клеточное ядро, где он стимулирует активность определенных генов (рис. 15.9). Не все клетки тела чувствительны к данному гормону. Мужской гормон тестостерон влияет, например, на репродуктивные органы и на клетки, от которых зависит рост бороды, но не оказывает никакого влияния на клетки кишечника или почек. Это объясняется тем, что только у чувствительных клеток имеются рецепторы для тестостерона. Почему у одних клеток есть рецепторы, а у других их нет, мы пока не знаем.

15.6. Развитие и клеточная дифференцировка

Вопрос о том, как происходит включение и выключение генов, особенно интересен в связи с изучением развития зародыша. Жизнь каждого индивидуума начинается с оплодотворенного яйца, т.е. с одной-единственной клетки, которая многократно делится. Вскоре в образовавшейся клеточной массе начинается дифференцировка — между многими ранее однородными клетками возникают различия. Клетки дифференцируются потому, что в них содержатся разные белки. Именно от присутствующих в клетке белков зависит, какие биохимические реакции могут протекать в этой клетке, какие вещества будут легко проходить через ее мембрану, будет ли клетка подвижной или нет и все ее прочие свойства. Проблема дифференцировки сводится к следующему: каким образом клетки, происходящие от одного оплодотворенного яйца, приобретают в процессе дифференцировки разные белки?

Поскольку любой белок является в конечном счете продуктом гена, один из возможных ответов на этот вопрос заключается в том, что клетки в процессе дифференцировки оказываются обладателями разных генов и соответственно разных белков. Однако биологи все больше и больше убеждаются в том, что дело обычно обстоит не так. У большинства видов в клетках взрослых особей содержатся те же самые гены, что и в оплодотворенном яйце.

Познакомимся с одной группой доказательств в пользу такого мнения. Если отрезать от колеуса, герани или виноградной лозы облиственный побег и поместить его в воду или в сырую почву, то он пустит корни и из него ра-

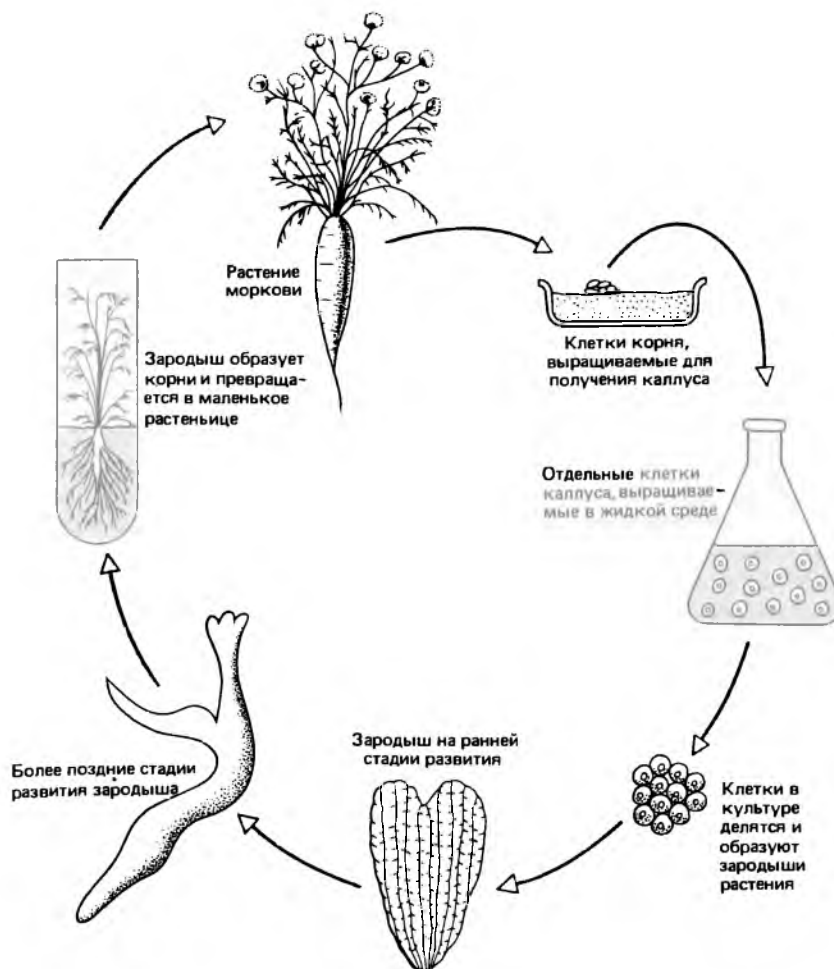


Рис. 15.10. Развитие растения моркови *in vitro* из нескольких клеток зрелого корня.

зовьется нормальное целое растение. Следовательно, вся генетическая информация, необходимая для образования тканей корня, где-то в этом побеге присутствует; клетки корня с их генами для образования новых тканей корня не нужны. Еще более удивительный опыт можно провести с такими растениями, как морковь или хризантема; в этом случае целое растение можно вырастить на питательной среде в лаборатории всего из нескольких клеток (рис. 15.10). Используемые нами отдельные клетки содержат, следовательно, все гены, необходимые для образования всех разнообразных клеток и органов целого растения. Значительную часть лучших сортов хризантем выращивают теперь на продажу именно таким способом.

Данные, которыми мы в настоящее время располагаем, позволяют считать, что дифференцировка клеток обусловлена тем, что вследствие различий в их цитоплазме их гены включаются или выключаются в разных комбина-

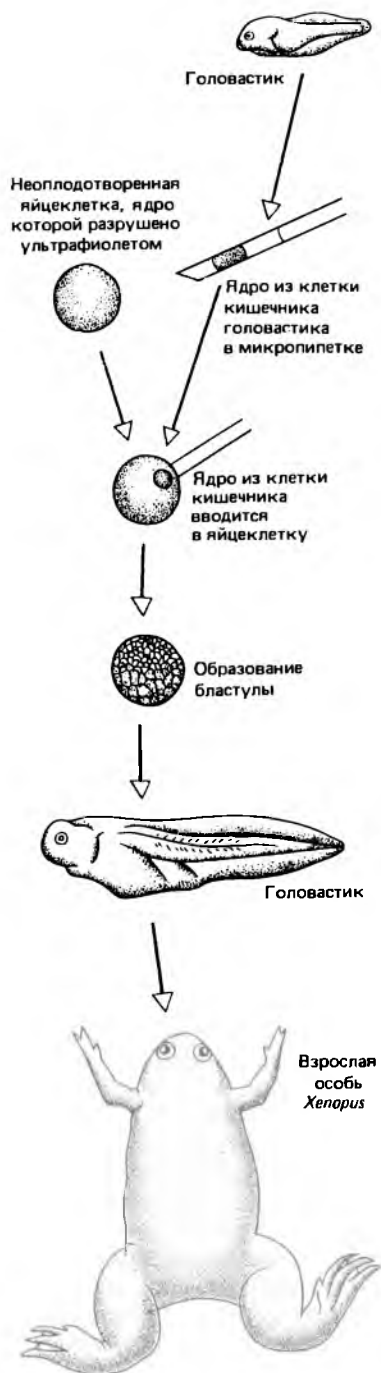


Рис. 15.11. Эксперимент, в котором ядро из клетки кишечника головастика (эти ядра достаточно крупные, поэтому ими легче манипулировать) пересаживают в яйцеклетку. Из яйцеклетки развивается взрослая лягушка.

циях. Это удалось показать при помощи экспериментов с пересадкой ядер из одних клеток в другие. Если, например, ядро из эритроцита лягушки пересадить в цитоплазму яйцеклетки лягушки, то в этом ядре немедленно прекра-

тится образование РНК, необходимой для синтеза белков эритроцита (в частности, для синтеза гемоглобина), и начнется образование РНК, необходимой для ранних стадий зародышевого развития. Такого рода переключение, очевидно, вызывается чем-то, присутствующим в цитоплазме яйцеклетки. В аналогичных экспериментах ядра из клеток кишечника головастика пересаживали в яйцеклетки лягушки, и при этом из многих яйцеклеток развивались взрослые лягушки (рис. 15.11).

Дифференцировку можно рассматривать как своего рода каскад реакций. Оплодотворение вызывает в цитоплазме активацию каких-то посредников, а они инициируют клеточное деление, а также включают определенные гены. Некоторые белки, синтезируемые под контролем таких генов (или продукты таких белков), проникают в соседние клетки, активируют здесь другие гены и т.д. Возникает, таким образом, сложная последовательность реакций, каждая из которых зависит от предшествующих.

Включение и выключение генов в процессе дифференцировки изучалось на насекомых. Хромосомная ДНК в период, когда она не транскрибируется, находится в спирализованном состоянии, т.е. ее молекулы туго свернуты. При «включении» ДНК на транскрипцию она раскручивается. РНК-синтезирующие ферменты присоединяются к ней и начинают синтезировать РНК. Участки такой активности выявляются в виде своеобразных вздутий хромосом, или «пуфов» (рис. 15.12). В своем развитии насекомое проходит через ряд линек, при каждой из которых оно сбрасывает старый наружный скелет и образует новый. Процессом линьки управляет особый гормон. Если ввести этот гормон личинке насекомого в то время, когда срок линьки еще не наступил, то на его хромосомах начнут появляться и исчезать пуфы в той же последовательности, что и при нормальной линьке. Иными словами, действие гормона состоит в том, что он вызывает транскрипцию определенных генов в определенной последовательности, чего и следовало ожидать, исходя из нашей модели дифференцировки.

Одно из самых убедительных доказательств того, что в процессе развития эукариот разные гены включаются в строго определенной последовательности, получено при изучении дифференцировки поджелудочной железы у мышей. Вещества, специфичные для клеток поджелудочной железы, появляются

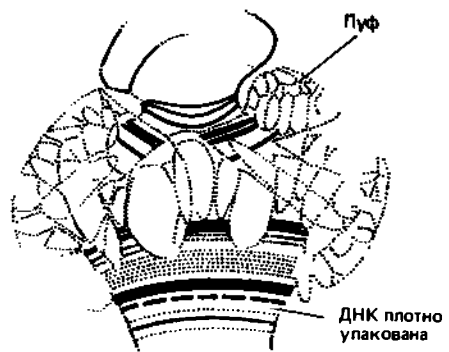


Рис. 15.12. Участок хромосомы с пуфом, где часть ДНК раскручена для транскрипции. Остальная ДНК в хромосоме туго свернута и потому недоступна для РНК-синтезирующих ферментов.

10 мкм

во время зародышевого развития мышцы в строго определенном порядке. При подавлении синтеза РНК дифференцировки не происходит.

Процесс дифференцировки в настоящее время еще недостаточно изучен, но исследования в этой области ведутся очень активно. Пытаются, например, выяснить, не сказывается ли на дифференцировке плода курение, употребление алкоголя, а также прием тех или иных лекарств будущей матерью. Важны эти исследования и в связи с проблемой рака, поскольку при раке клеточная дифференцировка как-то нарушается. В целом это крайне интересная и пока еще мало разработанная область биологии, в которой в ближайшие десятилетия следует ожидать многих открытий.

15.7. Рак

При нарушении регуляции клеточной активности возникает аномальный рост клеток и нарушается клеточное деление, что приводит к образованию *опухолей*. Существуют так называемые доброкачественные опухоли, вроде обычных бородавок или фибромы матки. Но опухоль может быть и *злокачественной*. Ее рост становится неконтролируемым, она разрушает соседние ткани и в конце концов наступает смерть. Злокачественную опухоль нередко называют «раком».

Раковые клетки отличаются от нормальных тремя главными признаками:

- 1) они быстрее делятся;
- 2) они сцеплены друг с другом не столь прочно, как нормальные клетки;
- 3) они дедифференцируются, т.е. утрачивают часть признаков, приобретенных их родительскими клетками в процессе дифференцировки, и становятся похожи на слабодифференцированные клетки зародыша.

Так, при злокачественном перерождении клетки мерцательного эпителия, выстилающего дыхательные пути, теряют свои реснички (при помощи которых они выводят из дыхательных путей пыль) и превращаются в бесформенные клетки, делящиеся так же быстро, как и клетки зародыша. Они утрачивают также присущую им в норме способность к тесному сцеплению с соседними клетками, а потому могут отделяться от них, перемещаться в другие части тела и давать здесь начало новым опухолям, т.е. *метастазировать*. Мы плохо понимаем пока природу рака, и объясняется это, среди прочего, тем, что нам пока еще не ясно, как в норме регулируются клеточная дифференцировка и клеточное деление.

Неизвестно, вызываются ли все виды рака одной и той же или разными причинами. Вероятно, всякий раз, когда нормальная клетка превращается в раковую, имеет место то или иное генетическое изменение. Однако иногда это может быть вторичным эффектом, а не истинной причиной рака. При некоторых видах рака генетическое изменение заключается в замене одного нуклеотида другим, что влечет за собой замену аминокислоты в соответствующем белке. В других случаях утрачивается какая-то часть хромосомы или же кусочек одной хромосомы, отделившись, присоединяется к другой хромосоме. Есть виды рака, передающиеся в некоторых семьях из поколения в поколение, и это позволяет считать, что предрасположение к ним связано с какими-то наследуемыми генами (или мутациями). Известны также виды рака, связанные с нарушением нормальной способности клеток к репарации ДНК. Возможно, что ДНК часто претерпевает изменения, которые могли бы привести к развитию рака, но что большинство этих изменений быстро ликвидируются, прежде чем они смогут вызвать появление опухоли.

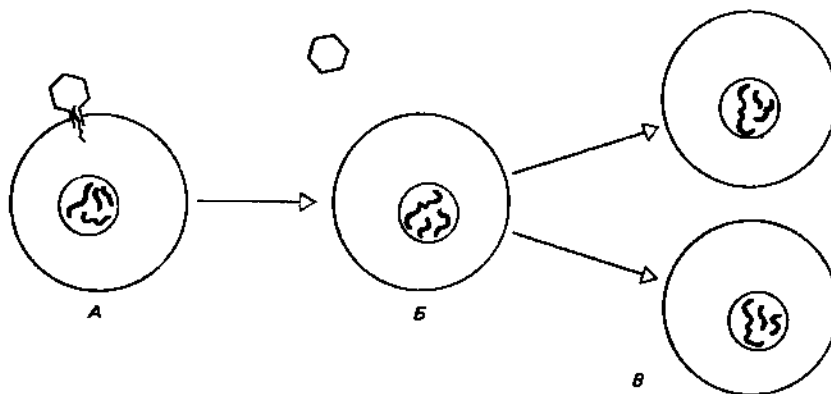


Рис. 15.13. Поведение латентного вируса в клетке. А. Вирус вводит в клетку свой генетический материал. Б. Гены вируса включаются в клеточную ДНК. В. При делении клетки или

ее потомков вирусные гены переходят в дочерние клетки. Возникает клон клеток, содержащих латентный вирус.

Определенные виды рака вызываются вирусами, и существует теория, согласно которой рак во всех случаях имеет вирусную природу. Теорию эту очень трудно проверить. Для получения надежных данных нужно было бы иметь возможность выделить вирус из раковых клеток и показать, что он может превратить нормальные клетки в раковые. Между тем, сделать это часто почти невозможно: во-первых, онкогенные вирусы очень трудно выделить из клеток, в которых они содержатся; и, во-вторых, для развития опухоли нередко требуются многие годы, во всяком случае у человека. Если даже и удастся ввести вирус в клетку и если спустя много лет возникнет рак, то никогда нельзя будет исключить возможность, что причиной рака явился не сам вирус, а какое-нибудь событие, произошедшее за эти годы.

Вирусы гриппа и ОРЗ начинают размножаться и вызывают заболевание вскоре после того, как они проникнут в клетки. Другие вирусы, в том числе и некоторые из тех, о которых известно, что они могут быть причиной рака, немедленного разрушения клеток не вызывают; проникнув в клетки, они остаются в них в течение долгого времени, не причиняя им никакого вреда. Генетический материал вируса становится частью генетического материала клетки-хозяина. Он дублируется вместе с собственной ДНК клетки и при делении передается дочерним клеткам точно так же, как и собственные гены этой клетки (рис. 15.13). Такие *латентные вирусы* весьма широко распространены. Десятки их несомненно имеются и в организме человека. Известно, например, что в Северной Европе и в США большинство взрослых людей являются носителями вируса Эпштейна–Барра. Латентный вирус может пребывать в таком состоянии бесконечно долгое время, переходя от родителей к потомкам (через яйцеклетку или сперматозоид). Более широко известен вирус герпеса; под влиянием каких-то неизвестных факторов он выходит из латентного состояния, начинает размножаться и вызывает—чаще всего на губах—знакомую нам всем «лихорадку». (Имеются косвенные данные, свидетельствующие о том, что вирус герпеса иногда вызывает у человека рак.)

Исследования на крысах и мышах наводят на мысль, что некоторые канцерогены вызывают рак, переводя в активное состояние латентные вирусы, присутствующие в клетках. Полагают, что так же обстоит дело и при одном

из видов рака человека, а именно при лимфоме Беркитта, поражающей подчелюстные лимфатические узлы. У детей с лимфомой Беркитта неизменно обнаруживается вирус Эпштейна–Барра. Заболевание это распространено в некоторых районах Африки и редко встречается в США; поэтому мы вправе заключить, что фактор, необходимый для его развития помимо вируса Эпштейна–Барра, встречается в США реже, чем в Африке.

Большинство опухолей человека—это клеточные клоны, т.е. группы клеток с идентичным генетическим материалом, являющиеся потомками одной исходной раковой клетки. Ученые полагают, что раковые клетки возникают в нашем организме довольно часто, но обычно наша иммунная система разрушает их. Лишь в отдельных случаях образуется настолько большой клеточный клон, что иммунная система оказывается бессильной и не может разрушить его. Именно поэтому для успешной терапии рака необязательно уничтожить все имеющиеся в организме раковые клетки. Рак лечат, удаляя опухоли, т.е. хирургическим путем, а также облучением и химиотерапевтическими методами, что убивает раковые клетки или замедляет рост опухолей. Если лечение удастся начать, когда раковых клеток еще относительно немного, то есть надежда уменьшить их число настолько, что защитные силы организма вновь возьмут верх. Если этого не произойдет, то спасения обычно уже нет.

В США рак занимает второе место среди причин смерти; на его долю приходится 20% всех смертей. Эти цифры многих пугают, но чтобы должным образом их оценить, напомним, что в США частота самоубийств почти столь же высока, как и смертность от рака. (В США в возрасте до 45 лет самоубийство—гораздо более вероятная причина смерти, нежели рак.)

В XX в. смертность от рака возросла. Отчасти это объясняется тем, что рак—болезнь пожилого возраста, а люди теперь в среднем живут дольше. В прошлом многие умирали рано от инфекционных заболеваний. (Средняя продолжительность жизни в США составляет теперь около 80 лет, тогда как в 1900 г. она оценивалась всего лишь в 45 лет.) Некоторые, однако, связывают возросшую частоту рака с тем, что в окружающей нас среде становится все больше канцерогенов (табл. 15.2).

В последние годы разработаны методы, обеспечивающие, по-видимому, надежное излечение от некоторых видов рака, в частности от одной из форм

Таблица 15.2. Некоторые канцерогенные факторы

Фактор	Примечание
Асбестовая пыль	} Для лиц, соприкасающихся по работе с этими веществами, риск заболевания раком легких выше
Соединения хрома	
Некоторые нефтяные продукты	
Табачный дым (радиоактивные примеси или смолы)	
Эстроген	Бросайте курить! Риск особенно велик, если вы и курите, и имеете дело с асбестом
Рентгеновские лучи	Женский половой гормон; в большом количестве, вероятно, повышает риск рака матки
Бензол	Многие люди подвергаются рентгеновскому облучению при различных медицинских обследованиях без особой нужды
Формальдегид	Обычный растворитель, применяемый в лабораториях
	Применяется (в виде формалина) для фиксации различных биологических объектов; входит в состав мочевино-формальдегидных смол (применяемых, в частности, в производстве пенопластов)

детского лейкоза. Понижилась смертность и от других видов рака. Это объясняется отчасти появлением новых методов лечения, а отчасти тем, что люди стали обращаться к врачам при первом подозрении на рак.

Краткое содержание главы

РНК, так же как и ДНК, состоит из нуклеотидов. Различаются эти две нуклеиновые кислоты тем, что РНК вместо сахара дезоксирибозы содержит рибозу, а вместо азотистого основания тимина – урацил; кроме того, у РНК молекулы одноцепочечные, а у ДНК – двухцепочечные. Все виды клеточной РНК синтезируются на ДНК-матрицах. Рибосомная РНК (рРНК) входит в состав рибосом; транспортная РНК (тРНК) доставляет аминокислоты к рибосомам и удерживает их там, пока они не присоединятся к растущей полипептидной цепи; матричная РНК (мРНК) содержит инструкции относительно последовательности соединения аминокислот в полипептидную цепь.

Генетический код мРНК состоит из кодонов, содержащих по три нуклеотида; эти кодоны определяют различные аминокислоты, включающиеся в полипептидную цепь. Код вырожденный: большинство аминокислот определяется более чем одним кодоном. Три кодона из 64 служат сигналами для прекращения синтеза белка.

Действие ряда антибиотиков основано на подавлении синтеза белка у возбудителя болезни.

Клетка вырабатывает не все белки, закодированные в ее генах, а лишь те, какие ей в данный момент нужны. Регуляция как количества, так и типа вырабатываемых белков осуществляется на разных этапах белкового синтеза. В бактериальных клетках в результате присоединения к ДНК особых регуляторных белков транскрипция ДНК в РНК может приостановиться, причем такой регуляторный белок присоединяется к ДНК или отделяется от нее, если он связывается с другими молекулами, имеющими отношение к функции белка, кодируемого данным геном. У эукариот некоторые белки удерживают часть ДНК в свернутом состоянии, в котором она недоступна для транскрипции; это их действие снимается другими белками или определенными гормонами. В процессе зародышевого развития различные гены включаются в строго определенной последовательности. Дифференцировка клеток зародыша, в результате которой возникают клетки разного типа, определяется, по всей вероятности, какими-то факторами, присутствующими в цитоплазме. На ранних стадиях развитие и дифференцировка регулируются факторами, содержащимися в цитоплазме яйцеклетки. Далее, по мере развертывания программы развития активация некоторых генов приводит к определенным изменениям, которые в свою очередь включают гены, ответственные за более поздние стадии. Мы пока еще плохо представляем себе регуляцию белкового синтеза у эукариот.

Рак – это группа заболеваний, при которых нормальные генетические механизмы, регулирующие клеточную дифференцировку и клеточное деление, перестают функционировать. Раковые клетки утрачивают также способность к сцеплению с другими клетками. Для возникновения некоторых видов рака необходимо, по всей вероятности, присутствие в организме латентных вирусов, дублирующих вместе с ДНК клетки-хозяина. Роль пускового механизма в развитии такого заболевания играет часто не сам вирус, а какой-нибудь другой инфекционный фактор или канцероген, присутствующий в среде.

Проверьте себя

1. Какое из приведенных ниже утверждений, касающихся генетического кода, неверно?
 - а) кодон состоит из трех нуклеотидов;
 - б) каждый кодон определяет только одну какую-нибудь аминокислоту;
 - в) кодоны содержатся в матричной РНК;
 - г) для каждого вида аминокислоты есть только один кодон;
 - д) между кодонами нет пробелов, которые обозначали бы конец одного кодона и начало другого.
2. Ниже приведены две нуклеотидные последовательности ДНК:
 - а) Т-А-Ц-А-А-Г-Т-А-Ц-Т-Т-Г-Т-Т-Т-Ц-Т-Т-
 - б) Т-А-Ц-Г-Т-Т-Г-Ц-Т-Г-Ц-Ц-Т-Г-Ц-Ц-Г-Г-Напишите последовательности мРНК, в которые они будут транскрибированы, и аминокислотные последовательности, которые будут получены при трансляции этой мРНК.
3. Согласно современным представлениям о синтезе белка:
 - а) молекулы транспортной РНК, специфичные для данных аминокислот, синтезируются в цитоплазме на мРНК-матрице;
 - б) молекулы транспортной РНК доставляют матричную РНК из ядра к рибосомам;
 - в) матричная (информационная) РНК, синтезированная на ДНК-матрице в ядре, несет в себе информацию, определяющую последовательность объединения аминокислот в полипептидную цепь;
 - г) рибосомы могут начинать «считывание» инструкций по синтезу белка с любой точки молекулы РНК;
 - д) транспортная РНК присоединяется к комплементарному участку мРНК и притягивает к нему соответствующую аминокислоту.
4. Укажите этапы белкового синтеза в системе, содержащей три типа РНК, рибосомы, аминокислоты и необходимые ферменты.
5. При обычных условиях транскрипция ДНК в РНК у прокариот регулируется:
 - а) при помощи регуляторных белков, которые отделяются от ДНК или присоединяются к ней в зависимости от присутствия в клетке других (малых) молекул;
 - б) путем изменения количества РНК-синтезирующего фермента, присутствующего в клетке;
 - в) путем переноса клеток на питательные среды с другими малыми молекулами;
 - г) путем изменения продолжительности жизни молекул РНК;
 - д) при помощи антибиотиков, присоединяющихся к рибосомам и блокирующих синтез белков.
6. При дифференцировке клетки, содержащие одинаковую ДНК:
 - а) развиваются сходным образом;
 - б) делятся с одинаковой скоростью;
 - г) содержат разные гены;
 - д) вводят в действие разные гены.

Вопросы для обсуждения

1. У каждого вида транспортной РНК имеется для присоединения аминокислоты свой особый фермент. Для чего это нужно?
2. Представьте себе, что бактериальная клетка несет мутацию, изменившую один из нуклеотидов антикодона транспортной РНК. Как может такая мутация сказаться на синтезе белка?
3. Нам ясно, почему генетический код не мог бы состоять из кодонов, содержащих менее чем по три нуклеотида. В силу каких факторов отбор мог действовать против кодонов, содержащих более трех нуклеотидов?
4. Основываясь на сведениях, сообщенных в разд. 14.7 («Вирусы») и 15.4, объясните, почему антибиотики неэффективны при заболеваниях, вызываемых вирусами.

Очерк. Белки как элементы эволюционной головоломки

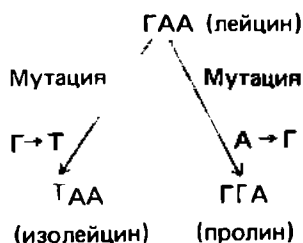
Расшифровка генетического кода и изобретение приборов, дающих возможность определять аминокислотную последовательность белков, открыли перед учеными интереснейшую новую область: использование белков в качестве живых биохимических «ископаемых». По традиции эволюционное древо строится на основе сравнения ныне живущих и вымерших организмов с учетом возраста горных пород, в которых найдены остатки этих вымерших организмов. Анализ структуры белков и сравнение белков у различных ныне живущих организмов дают нам еще одну группу данных, которые можно использовать для подтверждения правильности эволюционного древа, построенного на основе палеонтологических данных, а также для выяснения тех вопросов, которые не могут быть решены с помощью одних только палеонтологических данных. Аминокислотную последовательность белков какого-нибудь живого организма можно использовать для выяснения его возможной родословной точно так же, как строение его скелета или зубов.

Для построения эволюционного древа, которое включало бы большинство ныне живущих организмов, следует изучить какой-нибудь белок, имеющийся у ряда различных организмов. Некоторые биохимики выбрали для этого цитохром *c* – белок, играющий важную роль в клеточном дыхании в качестве одного из компонентов цепи переноса электронов. Цитохром *c* синтезируют все аэробные (потребляющие кислород) организмы, что дает возможность сравнить варианты этого белка у разных видов. Удобны для таких исследований и небольшие размеры молекулы цитохрома *c* – от 103 до 112 аминокислот у изученных к настоящему времени видов.

Начинать построение эволюционного древа на основе данных о структуре белка следует с выделения этого белка у представителей ряда разных видов и установления его аминокислотной последовательности. Затем с помощью компьютера проводят сравнение белков, полученных от разных видов; машина выдает данные о сходствах и различиях в форме таблицы. Чем более сходны аминокислотные последовательности изучаемого белка у двух разных видов, тем, вероятно, ближе друг к другу эти виды.

Если в компьютер заложить также генетический код, то можно реконструировать и «недостающее звено», связывающее два интересующих нас вида. Иными словами, компьютер может реконструировать вероятную структуру цитохрома *c* для вида, являющегося общим предком этих двух ныне

живущих видов. Допустим, что у одного из двух изучаемых видов в определенной точке аминокислотной последовательности цитохрома с стоит изолейцин, а у другого – пролин. Компьютер сможет определить, что нуклеотидные кодоны ДНК для этих двух аминокислот различаются по первым двум из трех входящих в них оснований: для изолейцина это будет кодон ТАА, а для пролина – кодон ГГА. Если предположить, что один из этих кодонов присутствовал в предковой ДНК, то мы придем к выводу, что для превращения кодона, имеющегося у одного вида, в кодон другого вида должны были произойти мутации в двух соседних нуклеотидах (иначе говоря, нуклеотиды ТА в ДНК должны были превратиться в нуклеотиды ГГ, или наоборот). Если же мы допустим, что оба наших вида произошли от общего предка, у которого в цитохроме с в этом положении стоял лейцин, то вывод будет иным: замена на изолейцин и пролин явилась в каждом случае результатом мутации только в одном нуклеотиде. В предковой ДНК мог присутствовать кодон ГАА:



Этот случай более вероятен.

При сравнительном изучении белков обнаружился интересный факт: оказалось, что в некоторых положениях белковой молекулы у всех видов, для которых такой анализ был выполнен, стоит одна и та же аминокислота. Можно ли считать это простым совпадением? По всей вероятности, нет. Скорее можно предположить, что эти неизменные аминокислоты не могут быть замещены какими-нибудь другими без того, чтобы не нарушилась способность молекулы к правильному свертыванию, а стало быть, и ее функция. Обладатель такого белка находился бы в невыгодном положении по сравнению с другими индивидуумами, так что любые замещения этих неизменных аминокислот должны устраняться отбором. Замещения других аминокислот, по-видимому, не столь важны, хотя и эти аминокислоты, возможно, играют какую-то роль в «тонкой настройке», обеспечивающей наиболее эффективное функционирование изучаемого белка в естественных условиях обитания данного вида.

Родственные связи между позвоночными изучают также, исследуя структуру гемоглобина – белка, имеющегося у всех позвоночных. Гемоглобин, от которого зависит красный цвет крови, выполняет в организме функцию переноса кислорода. Молекула гемоглобина состоит из четырех полипептидных цепей: двух альфа-цепей и двух бета-цепей. Анализ бета-цепей показал, что у человека и у шимпанзе в гемоглобине взрослых особей они одинаковы; у гориллы и у человека бета-цепи различаются только по одной аминокислоте; у человека и свиньи различия затрагивают 17 аминокислот, а у человека и лошади – 26.

Альфа-цепи гемоглобина очень сходны с бета-цепями, точно так же как сходны с ними и некоторые другие молекулы, имеющиеся у человека и у других позвоночных. К ним относится, в частности, миоглобин – мышечный бе-

лок, принимающий O_2 от гемоглобина крови и запасующий его для последующей передачи окислительным системам мышечных клеток. Существуют и различные типы полипептидных цепей гемоглобина, синтезируемые только до рождения ребенка; бета-цепи появляются лишь на одной из поздних стадий внутриутробного развития. (Альфа-цепи образуются и у плода и у взрослого.) Гемоглобин плода отличается более высоким сродством к O_2 , чем гемоглобин взрослого; это дает возможность плоду получать O_2 из кровеносной системы матери. Таким образом, наличие у плода особого гемоглобина — это адаптация, благодаря которой плод обеспечивается достаточным количеством кислорода, не имея прямого доступа к воздуху.

Как могло возникнуть так много различных типов молекул с очень сходной структурой? Всего естественнее предположить, что некогда в эволюционном прошлом какой-то предковый ген, ответственный за синтез переносящего кислород белка, воспроизводился более чем в одной копии. В пользу такого предположения говорит, в частности, тот факт, что у ныне живущих организмов в ядрах клеток имеются лишние копии некоторых генов. Кроме того, гены гемоглобинового «семейства» располагаются в одном из участков хромосомы в тесной близости друг к другу. Представим себе, что некоторые из копий этого предкового гена претерпели мутации, в результате которых появились сходные белки с несколько иными, но выгодными для организма функциями. Иными словами, множественные копии генов могли претерпеть адаптивную радиацию, перейдя с синтеза белка одного типа на синтез белков нескольких разных типов, каждый из которых адаптирован к функции, слегка отличающейся от функций других белков. Организм, обладавший всеми этими различными специализированными белками, имел при отборе преимущество, по сравнению с другими индивидуумами, у которых всю работу должен был выполнять один неспециализированный белок.

Очерк. «Клоны» человека

Клоном называют группу генетически идентичных индивидуумов, полученных путем бесполого размножения либо друг от друга, либо от некоего общего предка. Простейшим примером такого клона может служить популяция бактерий, все клетки которой образовались в результате повторных клеточных делений из одной исходной клетки. Все бактерии в таком клоне наследуют гены этой родительской клетки.

В связи с экспериментами по пересадке клеточных ядер открылась принципиальная возможность и для клонирования человеческих существ, а это заставило обратиться к моральным аспектам проблемы. Если из яйцеклетки лягушки удалить ядро и вместо него ввести в нее ядро из клетки кишечника головастика, то из такой яйцеклетки может развиваться нормальная, фертильная лягушка (рис. 15.11). Введя ядра, взятые от одной лягушки, в большое число яйцеклеток и дав этим яйцеклеткам развиваться во взрослых особей, можно было бы получить клон лягушек. Члены этого клона в генетическом смысле были бы идентичными, поскольку у всех у них были бы только те гены, какие имелись в клетках донора ядер. Получение младенцев «из пробирки» показывает, что яйцеклетки человека могут развиваться нормально и вне материнского организма, во всяком случае в течение нескольких дней. Это позволяет предположить, что трансплантация ядер, ныне успешно проведенная на лягушках, станет со временем возможной и у человека.

Люди, выращенные таким способом, обладали бы всеми генетическими признаками индивидуума, послужившего донором ядер. Жутко представить себе людское сообщество, состоящее из многих копий Адольфа Гитлера или хотя бы даже и Жанны д'Арк. (Впрочем, на развитие человека влияет так много различных негенетических факторов, что члены клона были бы схожи между собой не более, чем идентичные близнецы, а они, как известно, часто довольно заметно различаются.)

Возможность того, что люди когда-нибудь станут способны контролировать генетическую структуру будущих популяций путем выращивания клонов, ставит перед человечеством такие моральные проблемы, с какими оно никогда прежде не сталкивалось. Правда, технические трудности на пути к трансплантации ядер у человека все еще огромны, так что на нашем веку реально нам, может быть, столкнуться с этим не придется.

Однако сколь ни далеко от нас в техническом смысле получение клонов человека, многие считают более разумным позаботиться о моральных проблемах до того, как они реально встанут перед нами. По этой причине в США исследования на зародышах человека почти на всем протяжении семидесятих годов были ограничены или даже полностью запрещены. Позже были сделаны некоторые послабления, касающиеся экспериментов по искусственному оплодотворению вне организма, поскольку это дает возможность иметь детей некоторым женщинам, ранее обреченным на бесплодие. Эти женщины и те, кого заботит их судьба, настаивают на разрешении подобных экспериментов. Люди же, которых пугают возможные последствия таких исследований в моральном плане, требуют осторожности в этом деле и соответствующих законодательных мер.

Глава 16

Менделевская генетика

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Пользоваться следующими терминами: родительское поколение (P_1), первое гибридное поколение (F_1), второе гибридное поколение (F_2), доминантный, рецессивный, гомозиготный, гетерозиготный, расщепление, независимое распределение, неполное доминирование.
2. Дать определение генотипа и фенотипа, сравнив эти понятия и разъяснив их связь с понятиями «доминантный» и «рецессивный».
3. С помощью решетки Пеннета проиллюстрировать скрещивания по одному или по двум признакам и указать, каких численных отношений генотипов и фенотипов следует ожидать в потомстве от этих скрещиваний.
4. Сопоставить типы наследования генетических признаков при скрещиваниях с поведением хромосом во время мейоза и оплодотворения.
5. Изложить своими словами правила наследования, расщепления и независимого распределения признаков, открытие которых было главным вкладом Менделя в генетику.

С самых давних пор люди отдавали себе отчет, что растения и животные наследуют какие-то признаки от своих родителей. Несомненно, еще в доисторические времена им бросалось в глаза сходство родителей и детей, и уже тогда они старались получить телят от коровы, которая давала больше молока, а для посева отбирали семена от самых урожайных растений. Однако научную основу селекция животных и растений обрела только в начале нашего века.

В девятисотые годы биологи вновь открыли для себя труды Грегора Менделя (Gregor Mendel). За тридцать с лишним лет до этого Мендель провел ряд экспериментов по скрещиванию и разработал теоретические представления, позволившие объяснить передачу наследственных признаков из поколения в поколение. К сожалению, авторитетные ученые того времени, с головой погруженные в собственные, очень сложные теории, отвергли теорию Менделя



Рис. 16.1. Каждая шерстинка состоит из белковых нитей. Окраску шерсти определяют пигменты, синтез которых осуществляется при участии одних ферментов, а накопление в волосе при участии других. Белки шерсти и ферментов, участвующие в синтезе и отложении пигментов, закодированы в различных генах. У этой кошки длинная шерсть. Белые пятна, т. е. те места, где пигмент в шерсти отсутствует, зависят от наличия гена *piebald* (пестрый).

как не заслуживающую внимания в силу крайней своей простоты. Однако в девятисотых годах биологи уже склонялись к мысли, что хромосомы являются носителями генетического материала, и им нетрудно было увидеть, что результаты опытов Менделя как нельзя лучше согласуются с этим предположением. Теория Менделя легла в основу новой науки генетики, которая начала развиваться быстрыми темпами.

Пожалуй, главной заслугой Менделя было установление того факта, что признаки передаются по наследству как некие дискретные единицы. Это далеко не очевидно. Для многих наследственных признаков, например для длины тела, умственных способностей или цвета кожи, характерен широкий диапазон непрерывной изменчивости, и поэтому во времена Менделя большинство биологов придерживались теории слитной наследственности. (Эту теорию было очень трудно согласовать с теорией эволюции путем естественного отбора, которая требовала, чтобы наследственные вариации сохранялись из поколения в поколение, а не сливались в нечто среднее. Дарвина наряду с другими эволюционистами чрезвычайно смущала теория слитной наследственности, однако ему так и не довелось узнать, что труды Менделя могли бы устранить одно из главных возражений против теории эволюции путем естественного отбора.)

Мендель не видел единиц наследственности, он только постулировал их существование, чтобы объяснить закономерности, наблюдаемые при передаче генетических признаков от родителей потомкам. Теперь мы знаем, что эти единицы наследственности — называемые ныне генами — представляют собой отдельные участки молекул ДНК (см. гл. 14 и 15). Многие гены кодируют определенные белки, и именно таким путем микроскопический ген проявляет себя в виде какого-нибудь хорошо заметного признака организма, вроде длины шерсти, ее окраски, текстуры и т. п. (рис. 16.1). Гены как части молекул ДНК реплицируются и передаются дочерним клеткам; именно поэтому потомки и наследуют те или иные признаки своих родителей.

При половом размножении новый индивидуум получает половину своих генов от матери (через яйцеклетку) и половину от отца (через сперматозоид). Наследуемые признаки часто кажутся слитными, потому что все эти гены в новой комбинации взаимодействуют друг с другом, так что потомки отличаются от своих родителей и по внешнему виду, и по биохимическим особенностям, и по поведению.

Впрочем, мы несколько забежали вперед; обо всем этом нам предстоит узнать несколько позже. В этой же главе мы будем рассматривать генетические признаки именно как признаки, наблюдаемые у отдельных индивидуумов. Мы увидим, как Мендель изучал характер наследования, наблюдая в своих экспериментах по скрещиванию передачу этих признаков от одного поколения к другому.

16.1. Генетические эксперименты Менделя

Грегор Мендель был сначала монахом, а позже настоятелем монастыря в Брюнне (ныне город Брно в Чехословакии). Свои ставшие теперь знаменитыми опыты он проводил с обычным горохом, который выращивал в монастырском саду. В то время многие видные ботаники пытались понять, как генетическая информация передается у растений от родителей к потомкам. Однако все их попытки получить ответ на этот вопрос оказывались на редкость бесплодными, тогда как опыты Менделя позволили ему сформулировать простую, но ясную теорию, выдержавшую испытание временем. Как мог Мендель, работая в одиночку, увидеть то, чего не сумели разглядеть его современники, тесно связанные со всем научным миром? Удачу Менделя определило стечение ряда обстоятельств.

Во-первых, Мендель изучал в свое время математику и теорию вероятности. Поэтому он понимал, что при оценке результатов скрещиваний нужно



Рис. 16.2. Цветок гороха – объект, выбранный Менделем для генетических экспериментов. А. Внешний вид цветка. Модифицированные лепестки: парус, лодочка, крыло. Б. Вид сбоку. Цветок показан в разрезе, чтобы были видны лепестки и репродуктивные органы. Репродуктивные органы (тычинки и пестик) прикрыты лодочкой, так что для цветка бобовых характерно самоопыление.

оперировать большими числами, чтобы свести к минимуму эффект от «ошибки выборки», возможной при рассмотрении ограниченного числа случаев. Кроме того, он начинал с изучения отдельных наследуемых признаков, в каждом эксперименте по одному, прослеживая судьбу таких признаков во многих поколениях. Это также помогло ему выявить простые, но важные законы передачи наследственных признаков.

Во-вторых, Менделю повезло с выбором экспериментального объекта. Другие исследователи работали с ястребинкой, а этому растению свойственны отклонения от нормального процесса полового воспроизведения, о чем ботаники XIX в. не знали. У ястребинки семена завязываются иногда без опыления, и в таких случаях отцовская родительская форма отсутствует. Мудрено, конечно, определить характер наследования признаков, если вы полагаете, что родительские формы вам известны, а в действительности все обстоит иначе!

Мендель избежал этой западни. Он потратил несколько лет, чтобы выбрать организм, с которым ему предстояло работать, и решить, какие признаки этого организма следует изучать. В конце концов он выбрал горох. Существовало много сортов гороха, и все они размножались в чистоте, т.е. например, высокорослые растения всегда давали высокорослое потомство, а карликовые – только карликовое. Скрещивая растения двух сортов, обладавших такими контрастирующими признаками, Мендель получал возможность проследить, как эти признаки наследуются.

Было у гороха и еще одно качество, делавшее его идеальным объектом для тех целей, которые ставил перед собой Мендель. Это качество заключалось в особом строении его цветков, благодаря которому скрещивание легко поддавалось контролю. У большинства обычных цветков мужские (*тычинки*) и женские (*пестики*) репродуктивные органы ничем не прикрыты, так что на рыльце может попасть пыльца, принесенная ветром с других растений или занесенная посещающими цветок насекомыми. У гороха же и у родственных ему растений лепестки расположены так, что репродуктивные органы полностью ими закрыты. Пыльца с других цветков не может проникнуть внутрь и в норме каждый цветок сам себя опыляет (рис. 16.2).

Мендель мог либо допустить самоопыление, либо произвести перекрестное опыление, взяв пыльцу от цветков одного сорта гороха и поместив ее на рыльца цветков другого сорта. Для того чтобы произвести такое перекрестное опыление с участием двух сортов, Мендель раскрывал цветок, предназначенный стать донором пыльцы, и извлекал из него тычинку. Затем он раскрывал цветки другой родительской формы и высыпал на их рыльца пыльцу; собственные тычинки этих цветков он удалял еще до созревания пыльцы, чтобы быть уверенным, что ни один цветок не был опылен собственной пыльцой. Для получения многочисленного потомства от скрещиваний Мендель опылял таким способом многие десятки цветков. Это была весьма кропотливая работа, но зато Мендель совершенно точно знал происхождение каждой собранной им горошины.

Избрав в качестве экспериментального объекта горох, Мендель потратил еще два года на предварительные опыты, чтобы найти чистые сорта с различными наследственными признаками. В конце концов он выбрал для длительного изучения семь признаков, каждый из которых встречается у разных сортов гороха в двух четко различающихся формах (рис. 16.3).

Мендель начал со скрещиваний между сортами, различающимися по одному признаку. Рассмотрим один из таких его экспериментов, в котором изучалось наследование окраски цветков.



Рис. 16.3. Мендель изучал семь наследственных признаков гороха, каждый из которых проявлялся в двух разных формах. Доминантная форма в каждой такой паре (см. разд. 16.2) показана на этом рисунке слева.

В этом эксперименте Мендель скрещивал два чистых сорта гороха — с красными цветками и с белыми цветками. При таком скрещивании, т. е. при скрещивании двух генетически различных сортов, получается смешанное потомство, так называемые *гибриды*. У гибридов от скрещивания между сортом с красными и сортом с белыми цветками все цветки оказались красными (рис. 16.4). Это было несколько неожиданным. Куда девалась белая окраска, которую растения с белыми цветками должны были передать своему потомству?

Мендель продолжил эксперимент, получив от самоопыления гибридов более 900 семян. Когда он высеял эти семена, из них в большинстве случаев выросли растения с красными цветками, но примерно у одной четверти растений цветки оказались белыми. Стало ясно, что белая окраска не утрачена, хотя она и не проявилась в первом поколении гибридов.

Анализируя эти результаты, Мендель понял, что их можно объяснить, допустив, что всякий наследуемый признак определяется парой каких-то частиц, которые мы теперь называем генами. У чистого сорта с красными цветками, как полагал Мендель, каждое растение несло два гена, определяющих красную окраску цветков. Каждая репродуктивная клетка содержала, очевидно, только один из этих двух генов. Когда при оплодотворении две репродуктивные клетки слились, находившиеся в них гены красной окраски также объединились, так что у потомков снова оказалось по два таких гена — один из яйцеклетки, а другой из пыльцевого зерна. Точно так же все растения сорта с белыми цветками несли и могли передать своим потомкам только гены белой окраски цветков. При скрещивании этих двух сортов каждое растение сорта с белыми цветками передало гибриднему потомству один ген белой окраски, а каждое растение с красными цветками — один ген красной окраски. Каждое растение гибридного поколения несло в себе, следовательно, один ген

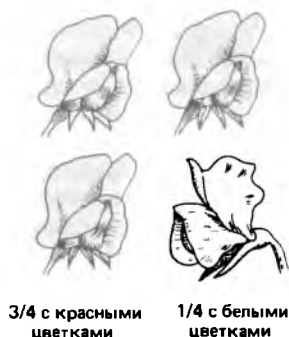
РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОКОЛЕНИЕ (P_1)ПЕРВОЕ ГИБРИДНОЕ ПОКОЛЕНИЕ (F_1)ВТОРОЕ ГИБРИДНОЕ ПОКОЛЕНИЕ (F_2)

Рис. 16.4. От скрещивания чистого сорта с красными цветками и чистого сорта с белыми цветками было получено потомство с одними только красными цветками. Среди потомков, полученных при самоопылении этих растений, приблизительно у трех четвертей цветки были красные и у одной четверти – белые. (Знак $\times$ в верхней части рисунка – символ скрещивания.)

красной и один ген белой окраски цветков, хотя все цветки в гибридном поколении были красными.

Когда затем наступило время размножения этих гибридных растений, половина репродуктивных клеток получила ген красной окраски цветков и половина – ген белой окраски. При оплодотворении любая репродуктивная клетка могла соединиться с любой другой, несущей либо ген красной окраски, либо ген белой окраски. Если обе участвующие в оплодотворении репродуктивные клетки несли гены белой окраски цветков, то и у полученного растения цветки были белыми.

Установленная закономерность, согласно которой гены могут объединяться в индивидууме, возникающем в результате оплодотворения, но затем расходятся, так что в репродуктивную клетку поступает для передачи следующему поколению либо один, либо другой ген, получила название менделевского закона расщепления.

16.2. Доминантность и рецессивность

Исчезновение белой окраски цветков в первом гибридном поколении и ее появление в последующих поколениях, а также сходное поведение других изучавшихся признаков позволили Менделю сформулировать правило, получившее название *закона доминирования*: если контрастирующие гены какого-либо признака присутствуют у гибридных индивидуумов, то один из них может проявиться у данного индивидуума и замаскировать присутствие своего партнера. Ген, который проявляется, или экспрессируется, называют *доминантным*, а замаскированный ген – *рецессивным*.

Обнаружить наличие того или иного рецессивного гена можно только в том случае, если данный индивидуум *гомозиготен по этому рецессивному гену*, т.е. несет два идентичных рецессивных гена; в этом случае рецессивный признак у него проявляется. У индивидуумов, *гомозиготных по доминантному гену* (несущих два идентичных доминантных гена), и у *гетерозиготных* индивидуумов (несущих два разных гена, в данном случае – один доминантный и один рецессивный) экспрессируется только доминантный ген, и по внешнему виду различить их невозможно.

Генетики часто пользуются для обозначения генов буквенной символикой: доминантный ген, ответственный за тот или иной признак, они обозначают прописной буквой, а рецессивный – соответствующей строчной; следуя этому правилу, ген красной окраски цветков у гороха в опытах Менделя можно обозначить буквой *R*, а ген белой окраски – буквой *r*.

Если у индивидуума экспрессируется какой-нибудь доминантный ген, то именно из-за доминирования трудно сказать, гомозиготен или гетерозиготен этот индивидуум по данному гену. О таком индивидууме говорят, что у него доминантный *фенотип*, т.е. такой же фенотип, как у особи, гомозиготной по данному доминантному гену. По генотипу же, т.е. по своей подлинной генетической конституции, этот индивидуум может быть как гомозиготным, например *RR* (две дозы гена красной окраски цветков), так и гетерозиготным, *Rr* (один ген красной окраски цветков и один ген белой окраски). У индивидуума с рецессивным фенотипом (в нашем примере – белые цветки) должен быть рецессивный генотип *rr* (два гена белой окраски цветков).

Генотип индивидуума определяется в момент оплодотворения; фенотип же его представляет собой результат взаимодействия всех его генов друг с другом и с различными факторами среды. Например, растение может быть низкорослым потому, что оно несет в себе «гены карликовости», или потому, что оно не получило достаточного количества питательных веществ и не смогло вырасти таким, как это диктовали имеющиеся у него «гены высокого роста». (Другие примеры, касающиеся влияния факторов среды на фенотип, мы рассмотрим в гл. 17.)

16.3. Схемы генетических скрещиваний

На рис. 16.5 представлена схема скрещиваний, которые проводил Мендель с сортами гороха, имевшими красные и белые цветки. В родительском (P_1) поколении материнская и отцовская формы отличались по своим генотипам: чистый сорт с красными цветками имел генотип *RR*, а чистый сорт с белыми цветками – генотип *rr*.

Репродуктивные клетки, служащие для полового воспроизведения, называются *гаметами*; у растений это спермии, образующиеся при прорастании

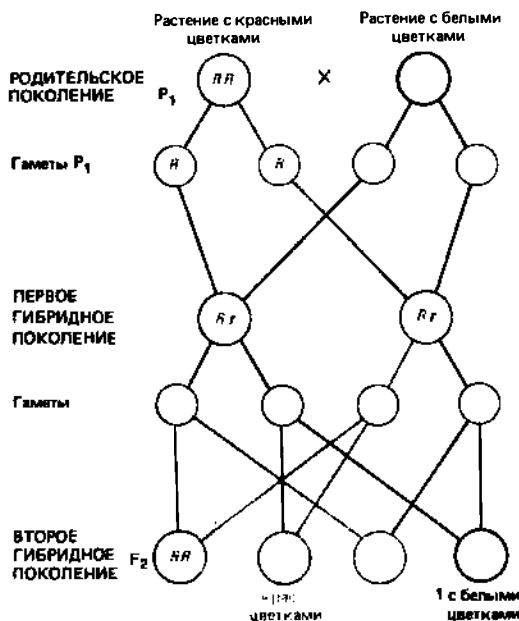


Рис. 16.5. Генотипы репродуктивных клеток (гамет) и потомства, полученного при скрещивании растения, гомозиготного по гену красной окраски цветков, с растением, гомозиготным по гену белой окраски, и при последующем самоопылении гибридов. Здесь представлено то же скрещивание, что и на рис. 16.4.

пыльцевого зерна, и яйцеклетки. Перед образованием гамет два гена из каждой пары генов расходятся и в каждую гамету попадает только один из генов, определяющих окраску цветка,—ген R в гаметы растения с красными цветками и ген r в гаметы растения с белыми цветками. Когда при оплодотворении гаметы сливаются, каждый экземпляр *первого гибридного поколения* (его обозначают F_1) получает по одному гену R и одному гену r , т.е. оказывается обладателем пары генов, определяющих окраску цветков.

При образовании гамет у растений F_1 гены R и r попадают в разные гаметы. Поскольку любая яйцеклетка с равной вероятностью может получить при этом либо ген R , либо ген r и шансы на ее оплодотворение спермием, содержащим ген R или ген r , тоже равны, при образовании *второго гибридного поколения* (F_2) возможны четыре различные комбинации гамет:

- 1) яйцеклетка R и спермий R (RR);
- 2) яйцеклетка R и спермий r (Rr);
- 3) яйцеклетка r и спермий R (rR);
- 4) яйцеклетка r и спермий r (rr).

По завершении оплодотворения комбинации 2 и 3 генетически неразличимы. Поэтому в F_2 возможны три генотипа: RR , Rr и rr . Ожидаемое отношение для них равно $1RR:2Rr:1rr$, поскольку есть два пути для образования генотипа Rr и только по одному пути для генотипов RR или rr . Для фенотипов ожидаемое отношение будет иным: на три растения с красными цветками одно растение с белыми цветками, так как красные цветки имеют и растения с генотипом RR , и растения с генотипом Rr . Это отношение, $3:1$ (или $3/4$ $1/4$), типично для скрещиваний с участием одной пары генов (моногобридных скрещиваний), в которой один ген является доминантным, а другой — рецессивным.

Линейные схемы, подобной представленной на рис. 16.5, не очень удобны; вместо них можно воспользоваться гораздо более наглядной *решеткой Пен-*

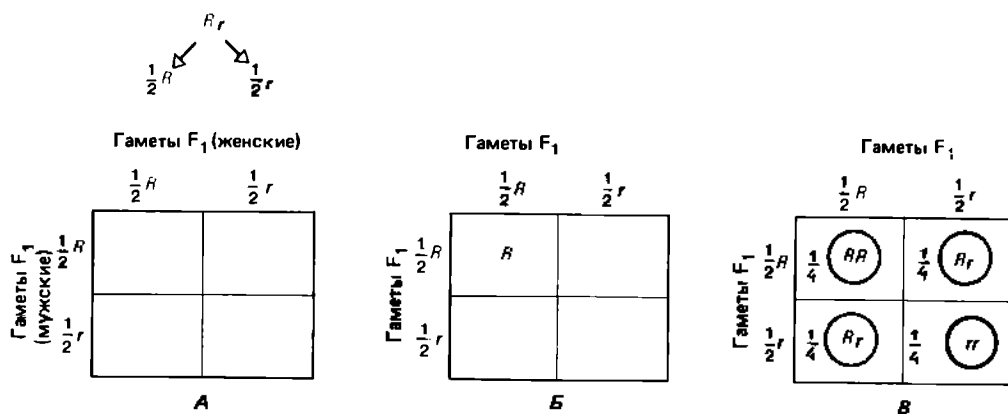


Рис. 16.6. Построение решетки Пеннета для скрещивания гетерозиготных растений F_1 . Запишите родительский генотип (генотипы), определите типы и соотношения гамет, а затем руководствуйтесь следующими указаниями. А. Запишите гаметы одного из родителей над решеткой, а гаметы другого – вдоль левой ее стороны. Безразлично, какие гаметы вы запишите вверху и какие – слева; важно только, чтобы все гаметы каждого из родителей находились по

одну сторону решетки. Б. Начните с верхнего ряда гамет и впишите гены каждой гаметы во все клетки под ней. В. Впишите теперь гены гамет левого ряда в клетки, находящиеся справа от каждой гаметы. Каждая комбинация из двух гамет (в кружке) – это возможное оплодотворение, дающее в результате указанный здесь генотип потомка. Чтобы определить долю каждой из комбинаций в потомстве, перемножьте частоты входящих в нее гамет.

нета, названной так в честь генетика Реджинальда Грундолла Пеннета (Reginald Grundall Punnett). Решетку Пеннета строят следующим образом. Сначала записывают генотипы родителей и определяют, какие генетические комбинации должны присутствовать в их гаметах. Затем чертят клетки, как это показано на рис. 16.6, и записывают гаметы одного родителя над верхним рядом клеток, а гаметы второго родителя вдоль левого ряда клеток. Чтобы определить возможные генотипы потомства от скрещивания между этими двумя родительскими формами, гаметы вписывают в клетки, как это пояснено в подписи к рисунку. Вписав таким образом все гаметы, мы получим в каждой клетке комбинацию из двух гамет, т.е. картину оплодотворения, в результате которого возникнет соответствующий индивидуум следующего поколения. Эти комбинации дадут нам ожидаемые генотипы потомков, а по генотипам мы сможем определить и их фенотипы, если нам известно, какие гены являются доминантными, а какие – рецессивными.

16.4. Независимое распределение

Помимо скрещиваний с участием только одной пары генов, Мендель проводил скрещивания, в которых родительские формы несли по две разные пары контрастирующих генов. В одном из таких экспериментов Мендель использовал сорта гороха, отличавшиеся двумя признаками: характером поверхности семян (гладкие или морщинистые) и окраской семян (желтые или зеленые). Он скрещивал растения, гомозиготные по таким признакам, как гладкие и желтые семена, с растениями, гомозиготными по признакам морщинистых и зеленых семян. В F_1 все растения имели гладкие желтые семена,

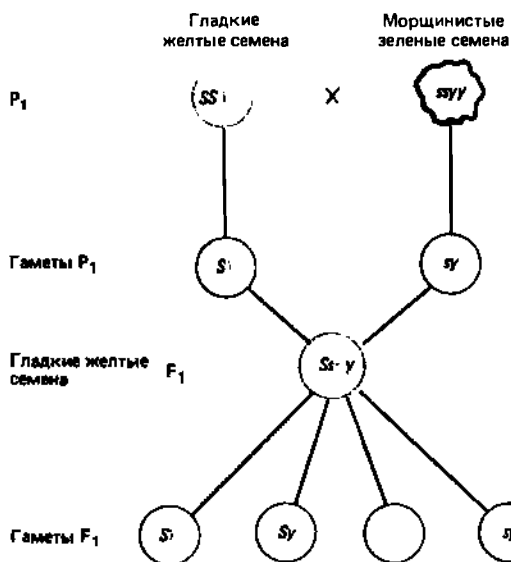


Рис. 16.7. Независимое распределение двух гетерозиготных пар генов при образовании гамет. Индивидуумы F_1 образуют гаметы четырех разных типов в равных соотношениях. Часть гамет несет те же комбинации генов, какие были получены от гамет P_1 (SY и sy), однако появились и две новые комбинации (Sy и sY). Генотипы и фенотипы F_2 показаны на рис. 16.8.

и это показывало, что признак гладкой поверхности семян доминирует над признаком морщинистости, а желтая окраска семян доминирует над зеленой. Путем самоопыления растений F_1 было получено поколение F_2 со следующими фенотипами:

- 315 с гладкими желтыми семенами
- 101 с морщинистыми желтыми
- 108 с гладкими зелеными
- 32 с морщинистыми зелеными

Чтобы определить отношение этих фенотипов в F_2 , следует число потомков в каждой из групп разделить на число потомков в самой малочисленной группе. В F_2 это отношение составило приблизительно $9 : 3 : 3 : 1$. Мендель указал, что такое отношение наилучшим образом можно объяснить, исходя из *независимого распределения* в процессе репродукции тех генов, которые определяют окраску и характер поверхности семян. Каждая пара генов вела себя так, точно она существовала сама по себе, и на нее никак не влияло наследование другой пары генов. Возьмем, например, желтые и зеленые семена. Число желтых семян было равно $315 + 101 = 416$, а число зеленых $108 + 32 = 140$, т.е. их отношение составило $2,97 : 1$, что очень близко к отношению $3 : 1$, найденному в моногибридном скрещивании. Аналогичные результаты были получены и для таких признаков, как гладкие и морщинистые семена.

Пусть в нашем примере S означает гладкие семена, s — морщинистые, Y — желтые и y — зеленые. Растения P_1 должны были иметь генотипы $SSYY$ (гладкие; желтые) и $ssyy$ (морщинистые; зеленые) и образовывать гаметы соответственно SY и sy . У всех растений F_1 генотип был $SsYy$.

Однако при самоопылении растений F_1 картина оказывается более сложной. Согласно менделевскому закону *независимого распределения*, члены одной пары генов распределяются по гаметам независимо от членов другой их пары. У гена S , например, равные шансы попасть в одну и ту же гамету с геном Y или с геном y . Поэтому каждое растение F_1 образует четыре типа гамет — SY , sy , Sy и sY — в равных соотношениях (рис. 16.7). Заметьте, что каждая

		Гаметы F ₁			
		$\frac{1}{4} S$	$\frac{1}{4} Sy$	$\frac{1}{4} sY$	$\frac{1}{4} sy$
Гаметы F ₁	$\frac{1}{4} S$	$\frac{1}{16} SS$	$\frac{1}{16} SSy$	$\frac{1}{16} SsY$	$\frac{1}{16} Ssy$
	$\frac{1}{4} Sy$	$\frac{1}{16} SSyY$	$\frac{1}{16} SSyy$	$\frac{1}{16} SsyY$	$\frac{1}{16} Ssyy$
	$\frac{1}{4} s$	$\frac{1}{16} SsY$	$\frac{1}{16} Ssy$	$\frac{1}{16} ssY$	$\frac{1}{16} ssyY$
	$\frac{1}{4} sy$	$\frac{1}{16} Ssy$	$\frac{1}{16} Ssyy$	$\frac{1}{16} ssyY$	$\frac{1}{16} ssyy$

Рис. 16.8. Решетка Пеннета для определения тех возможных комбинаций, которые могут образоваться при оплодотворении гамет, показанные на рис. 16.7. Гаметы, образуемые индивидуумами F₁, указаны над решеткой и вдоль

левой ее стороны. Буквы внутри клеток – генотипы в F₂, а кружки – фенотипы F₂. Синими кружками обозначены желтые семена, а черными кружками – зеленые; гладкие кружки – гладкие семена, а волнистые – морщинистые.

гамета должна получить *один ген из каждой пары*. Чтобы выявить все возможные генетические комбинации в потомстве, эти гаметы надо записать вдоль двух сторон решетки Пеннета. Поскольку любая женская гамета может быть оплодотворена любой мужской, в F₂ общее число возможных генотипов равно девяти, а число возможных фенотипов – четырем (рис. 16.8).

В табл. 16.1 показаны отношения генотипов и фенотипов для этого дигибридного скрещивания (т. е. скрещивания, в котором родительские формы различаются по двум признакам). Отношение фенотипов 9 : 3 : 3 : 1 типично для дигибридных скрещиваний.

Таблица 16.1. Фенотипы, генотипы и их отношения в потомстве, полученном путем самоопыления растений SsYy

Фенотип	Отношение	Генотип
Гладкие, желтые	9/16	1/16SSYY : 2/16SSYy : 2/16SsYY : 4/16SsYy
Гладкие, зеленые	3/16	1/16SSyy : 2/16Ssyy
Морщинистые, желтые	3/16	2/16ssYy : 1/16ssYY
Морщинистые, зеленые	1/16	1/16ssyy

16.5. Неполное доминирование

Во всех парах генов, которые изучал Мендель, один из генов был доминантным, а другой – рецессивным. В сущности, Мендель и выбрал эти пары именно потому, что изучаемые признаки различались совершенно четко: ни у одного растения не было, например, «красноватых» цветков или «желтова-

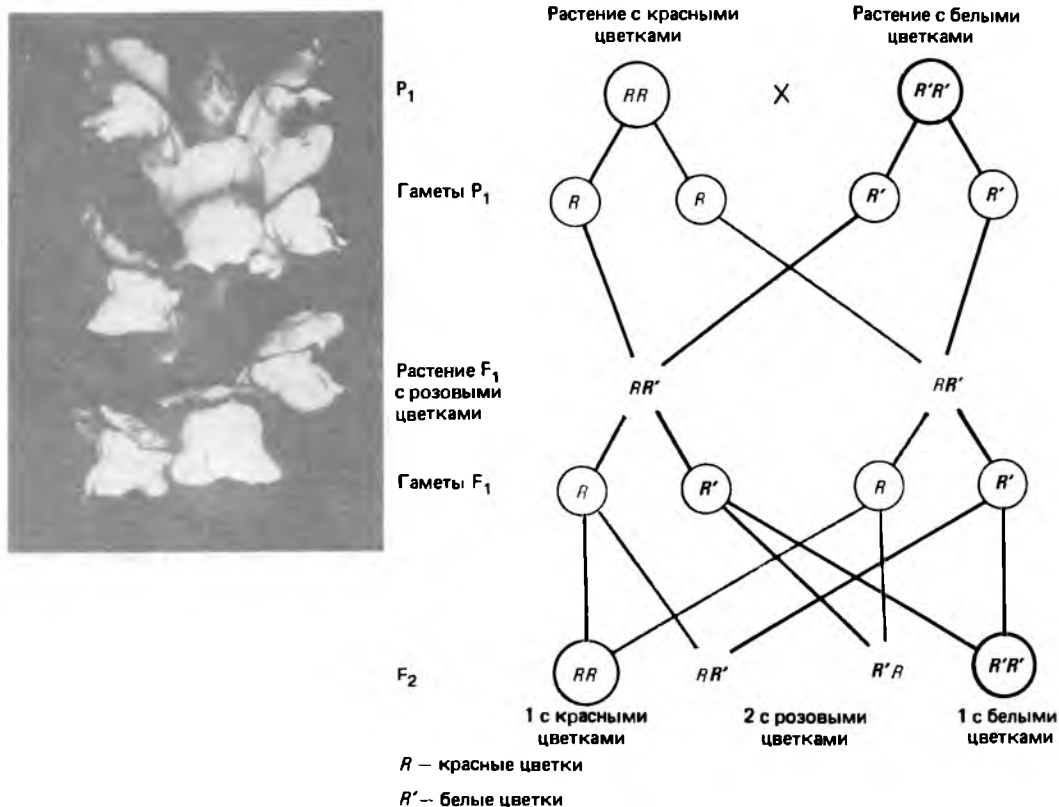


Рис. 16.9. У растений львиного зева гены красной и белой окраски цветков кодоминантны: у гетерозиготных экземпляров цветки розовые.

Соответственно ген белой окраски обозначен буквой R', а не r, поскольку это не рецессивный ген.

то-зеленых» семян. Теперь мы знаем, что для многих пар генов характерно *кодоминирование*, или *неполное доминирование*, при котором фенотип гетерозигот (а не только их генотип) отличается от фенотипа обеих гомозигот.

У львиного зева, например, окраска цветков контролируется кодоминантными генами. Гомозиготные растения имеют либо красные, либо белые цветки, а гетерозиготные — розовые. При скрещивании растения с красными цветками и растения с белыми цветками в F₁ у всех растений цветки розовые и все они гетерозиготны по генам красной и белой окраски цветков. Половина их гамет несет ген красной окраски цветков, а вторая половина гамет — ген белой окраски. В F₂ отношение как для фенотипов, так и для генотипов равно 1 : 2 : 1, т. е. соответствует отношению генотипов при моногибридном скрещивании (рис. 16.9). Поскольку у гетерозиготных растений цветки розовые, ожидаемое отношение фенотипов для растений с красными, розовыми и белыми цветками составит 1 : 2 : 1.

16.6. Мейоз

Мендель объяснил результаты своих опытов по скрещиванию, исходя из допущения, что в соматических клетках растения содержится по два гена, определяющих каждый его признак (например, окраску цветков или характер поверхности семян), а в гаметах — только по одному такому гену. Мы теперь знаем, что гены находятся в хромосомах и что каждая хромосома несет в себе много генов.

У растений гороха, так же как и у прочих высших растений и животных, в соматических клетках каждая хромосома представлена в двух экземплярах. Парные хромосомы называются *гомологичными хромосомами*, или просто *гомологами*. Каждая из таких двух гомологичных хромосом несет по одному из двух генов. Гомологичные хромосомы имеют обычно одинаковую длину; их центромеры располагаются одна против другой, а сами хромосомы несут гены, определяющие одни и те же признаки, причем эти гены расположены в хромосомах в одной и той же последовательности (рис. 16.10). У растений гороха, например, одна хромосома в том участке, который определяет окраску цветка, может нести ген *R*, а другая (гомолог первой) несет в соответствующем участке либо ген *R*, либо ген *r*. Число имеющихся у организма хромосомных пар зависит от вида (табл. 16.2).

Таблица 16.2. Число хромосом у разных организмов

Организм	Число пар хромосом	Общее число хромосом
Горох	7	14
Кукуруза	10	20
Плодовая мушка (<i>Drosophila</i>)	4	8
Кошка	19	38
Собака	39	78
Человек	23	46

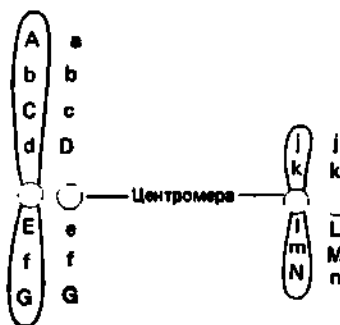


Рис. 16.10. Две пары гомологичных хромосом. В каждой хромосоме находится много генов (обозначены буквами). Более длинная пара хромосом несет гены *A* и *a*; это означает, что индивидуум, обладающий такими хромосомами, гетерозиготен по данному признаку. По следующей паре (рецессивных) генов, *b* и *b*, он гомозиготен и т. д.

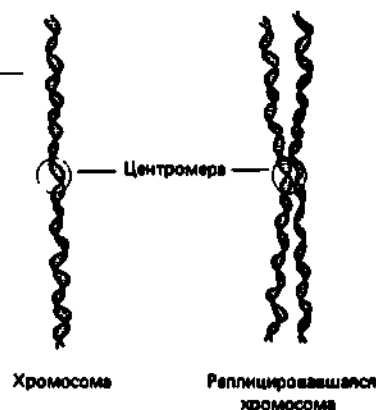


Рис. 16.11. Хромосома состоит из ДНК и белка. Молекула ДНК реплицируется так, как это показано на рис. 14.11. Две идентичные двойные спирали ДНК остаются соединенными в области центромеры. Эти копии хромосом превращаются в отдельные хромосомы позднее, во время деления ядра (при мейозе, о котором говорится здесь, или при митозе, который мы обсуждали в разд. 10.10).

Гаметы содержат только по одной из каждой пары гомологичных хромосом и соответственно только один из каждой пары генов. Это подтверждает теорию Менделя. Соматические клетки *диплоидны* (т.е. содержат по два набора хромосом), а гаметы — *гаплоидны* (содержат один набор).

Эта закономерность имеет жизненно важное значение для организмов, воспроизводящихся половым путем. Если бы каждая гамета содержала диплоидное число хромосом, то в оплодотворенном яйце и у индивидуума, который из него развивается, число генов было бы вдвое больше, чем у каждого из родителей. Следовательно, число хромосом (и генов) удваивалось бы в каждом новом поколении. У организмов с половым размножением существует особая форма деления ядра, так называемый *мейоз*, при котором диплоидный набор хромосом, имеющийся в ядре, сокращается до гаплоидного. В результате мейоза в каждую гаплоидную гамету попадет по одной хромосоме из каждой пары хромосом, имеющихся в диплоидной клетке.

Перед началом мейоза каждая хромосома реплицируется (удваивается) (см. разд. 14.3). В течение некоторого времени две ее образовавшиеся копии остаются связанными друг с другом через структуру, называемую *центромерой* (рис. 16.11). Следовательно, в каждом ядре, в котором начинается мейоз, содержится эквивалент четырех наборов гомологичных хромосом. Поэтому, для того чтобы образовались ядра гамет, содержащие одинарный (гаплоидный) набор хромосом, необходимы два ядерных деления, при каждом из которых число хромосом уменьшается вдвое. Эти деления ядра так и называются: первое деление мейоза и второе деление мейоза. Проследим за судьбой одной пары гомологичных хромосом в процессе мейоза:

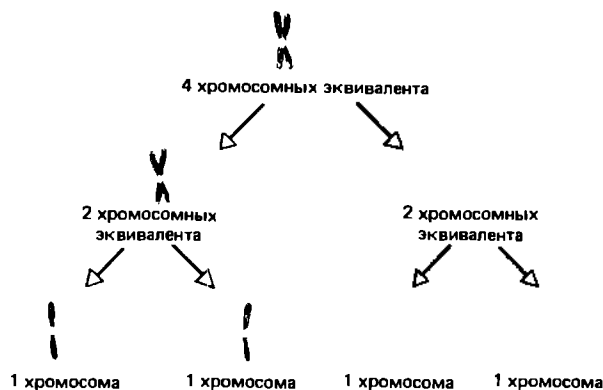


Рис. 16.12. Главные стадии мейоза. У разных организмов этот процесс варьирует в деталях.

В первом делении мейоза гомологичные хромосомы расходятся. *Профаза I*. Реплицировавшиеся хромосомы спариваются со своими гомологами (конъюгируют). Эта конъюгация хромосом необходима для последующих этапов, в которых члены каждой гомологичной пары расходятся, так что образующиеся ядра получают по одному члену от каждой пары. *Метафаза I*. Конъюгировавшие гомологи прикрепляются к микротрубочкам по разные стороны от экватора веретена. (Ядерная оболочка исчезает.) *Анафаза I*. Гомологичные хромосомы расходятся к противоположным полюсам веретена. *Телофаза I*. Хромосомы собираются в две группы. У некоторых видов вновь появляется ядерная оболочка и цитоплазма делится. У других немедленно, без образования ядерной оболочки, начинается метафаза II.

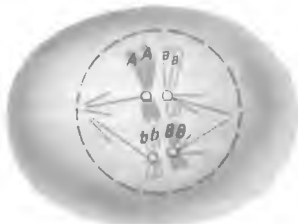
Во втором делении мейоза каждое ядро снова делится и образуются гаплоидные ядра. После деления центромеры из каждой реплицировавшейся хромосомы получается по две отдельные хромосомы. *Профаза II*. Реплицировавшиеся хромосомы готовятся к следующему делению. *Метафаза II*. Снова образуются веретена. Реплицировавшиеся хромосомы направляются к экватору и прикрепляются к микротрубочкам. Затем делятся центромеры, так же как в метафазе митоза, и каждая реплицировавшаяся хромосома превращается в две отдельные хромосомы. *Анафаза II*. Только что отделившиеся друг от друга хромосомы направляются к противо-

ПЕРВОЕ ДЕЛЕНИЕ МЕЙОЗА

ПРОФАЗА I



МЕТАФАЗА I



АНАФАЗА I



ТЕЛОФАЗА I

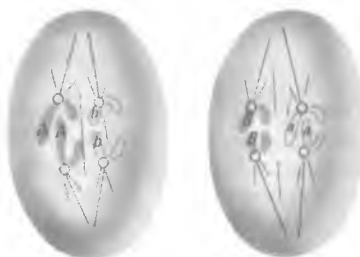


ВТОРОЕ ДЕЛЕНИЕ МЕЙОЗА

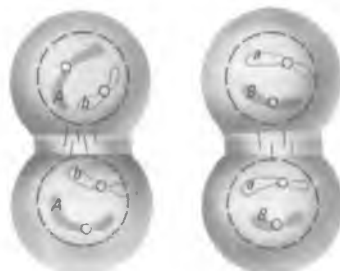
ПРОФАЗА II



МЕТАФАЗА II



ТЕЛОФАЗА II



положным полюсам веретена. *Телофаза II.* Образуется четыре гаплоидных ядра, содержащих по одной хромосоме из каждой пары хромосом исходного ядра, в котором начался процесс мейоза.

ГОМОЛОГИЧНЫЕ ХРОМОСОМЫ,
НЕСУЩИЕ ГЕНЫ A и a

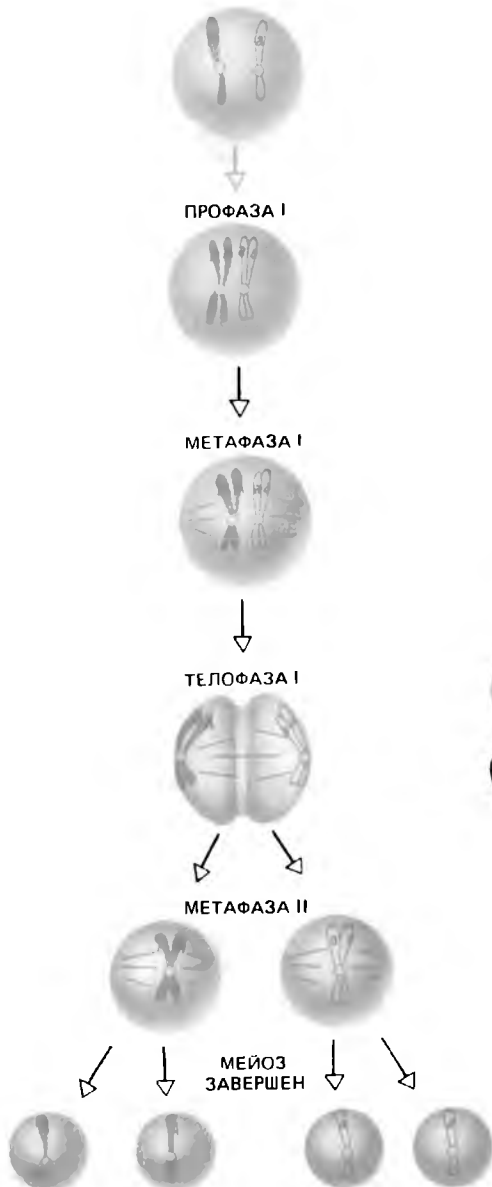


Рис. 16.13. Закон расщепления отражает события, совершающиеся во время мейоза. Гомологичные хромосомы расходятся, так что каждый из членов пары хромосом попадает в отдельную гамету. Два парных гена (в данном случае A и a), находящиеся в двух гомологичных хромосомах, должны в конечном счете попасть в разные гаметы.

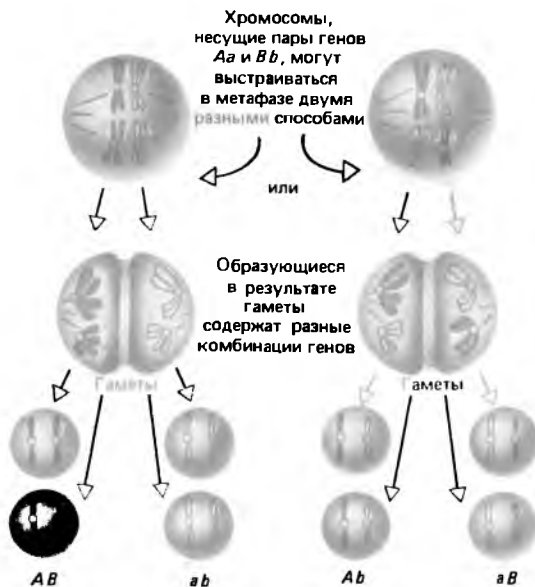


Рис. 16.14. Независимое распределение возможно благодаря тому, что наборы гомологичных хромосом могут выстраиваться в любом порядке, прежде чем гомологи разойдутся при первом делении мейоза. Здесь изображена клетка, гетерозиготная по двум парам генов: Aa и Bb . Показано, что две ее пары гомологичных хромосом могут выстраиваться перед расхождением двумя разными способами, так что гаметы, образующиеся в результате мейоза, могут содержать четыре различные комбинации генов.

При первом делении мейоза каждая хромосома располагается против своего гомолога. Поскольку к этому времени хромосомы уже реплицировались, то в результате образуются группы хромосом, каждая из которых содержит по четыре хромосомных эквивалента (рис. 16.12). Все еще оставаясь друг против друга, гомологичные хромосомы прикрепляются к средней части

веретена, представляющего собой систему микротрубочек. Затем члены каждой пары гомологичных хромосом отходят друг от друга, направляясь к противоположным полюсам веретена. Таким образом, при первом делении мейоза хромосомы разделяются точно на два набора, в каждом из которых содержится по одному члену каждой пары гомологичных хромосом.

При втором делении мейоза ядра, образовавшиеся при первом делении, делятся вновь. Реплицировавшиеся хромосомы присоединяются к веретену и их центромеры, наконец, делятся тоже. Из каждой реплицировавшейся хромосомы получаются, таким образом, две отдельные хромосомы, которые отходят к противоположным полюсам клетки. У каждого полюса из группы собравшихся здесь хромосом образуется гаплоидное ядро, в котором каждая исходная пара гомологичных хромосом представлена одним своим членом.

Теперь нам должно быть ясно, как происходит наследование различных пар генов, которое наблюдал Мендель. Два члена той или иной пары генов расходятся, когда при первом делении мейоза происходит разделение гомологичных хромосом (рис. 16.13). Независимое распределение генных пар, принадлежащих негомологичным хромосомам, оказывается возможным потому, что различные пары хромосом перед первым делением мейоза могут выстраиваться в разных клетках по-разному (рис. 16.14).

Независимое распределение хромосом (и содержащихся в них генов) в процессе мейоза создает возможность для возникновения многих различных генетических комбинаций. Кроме того, новые комбинации возникают при оплодотворении, когда хромосомные наборы двух гамет сливаются, образуя первое диплоидное ядро нового индивидуума. Таким образом, значение мейоза не только в том, что он предотвращает удвоение генетического материала в каждом новом поколении, но и в том, что он «тасует карты и сдает их по-новому».

16.7. Сцепление, кроссинговер и картирование

Опыты Менделя оставались безвестными вплоть до девятисотых годов, когда они были «вновь открыты» тремя биологами в трех разных европейских странах. Эти ученые обнаружили, что полученные Менделем результаты превосходным образом согласуются с поведением хромосом в процессе мейоза, который был изучен спустя 34 года после опубликования работ Менделя. Исследователи быстро пришли к убеждению, что изучавшиеся Менделем гены находятся в хромосомах.

Занявшись проверкой менделевских представлений на разных организмах, генетики обнаружили, что существуют такие пары генов, наследование которых не подчиняется соотношениям, установленным Менделем. Мендель нашел, что у индивидуумов, гетерозиготных по двум парам генов (например, $AaBb$), четыре типа гамет — AB , Ab , aB и ab — образуются с равной частотой. Это и позволило ему сформулировать закон, который мы теперь называем *законом независимого распределения разных пар генов* (см. разд. 16.4). Позже, однако, исследователи обнаружили много пар генов, не подчиняющихся этому закону: у потомков две из этих комбинаций встречались гораздо чаще, нежели две другие.

Как это можно объяснить? Если мы обратимся вновь к рис. 16.14, то увидим, что гены A и a распределяются независимо от генов B и b , потому что эти две пары генов лежат в двух разных парах гомологичных хромосом. Однако мы знаем (см. рис. 16.10), что каждая хромосома несет много генов. Ка-

ков будет результат, если в скрещивании участвуют две пары генов, находящиеся в одной и той же паре хромосом?

Если два гена находятся в одной и той же хромосоме, то следует ожидать, что в процессе мейоза они не будут распределяться независимо, как это делают гены, лежащие в разных парах хромосом, а будут все время оставаться вместе и в конце концов попадут в одно и то же гаплоидное ядро. Иными словами, они будут вести себя так, как если бы они были сцеплены. Мендель был очень удачлив (или очень предусмотрителен) в выборе тех семи пар признаков, с которыми он работал: определяющие их факторы находятся в шести парах хромосом (всего у гороха семь пар хромосом).

Рассмотрим один из примеров генетического сцепления. Представим себе, что гены *A* и *B* локализованы в одной и той же паре гомологичных хромосом (рис. 16.15). Скрестим индивидуум, гомозиготный по доминантным генам для обоих признаков (*AABB*), с индивидуумом, гомозиготным по рецессивным их генам (*aabb*). Гибриды от этого скрещивания все будут иметь генотип *AaBb*, поскольку гаметы одной родительской особи несут гены *AB*, а гаметы другой — гены *ab*. Скрестив эти гибриды между собой, мы получим следующее отношение (фенотипов):

3/4 с признаками *A* и *B*

1/4 с признаками *a* и *b*

Таким образом, вместо отношения 9 : 3 : 3 : 1, характерного для дигибридного скрещивания (см. разд. 16.4), мы получили отношение 3 : 1, типичное для моногибридных скрещиваний (см. разд. 16.3). Если мы обратимся к гаметам, образующимся у гибридных индивидуумов F_2 , то увидим, что, поскольку гены *A* и *B* сцеплены (т.е. находятся в одной хромосоме) и точно так же сцеплены гены *a* и *b*, независимое распределение пар *Aa* и *Bb* невозможно. Гены *A* и *B* вместе с несущей их хромосомой попадут в одну гамету, а гены *a* и *b* вместе с гомологом этой хромосомы — в другую гамету (рис. 16.15).

Таким образом, сцепленные гены можно выявлять по отношению фенотипов в F_2 . Если оно совпадает с менделевским отношением для дигибридного скрещивания, 9 : 3 : 3 : 1, то это означает, что данные гены распределяются независимо один от другого и, по всей вероятности, лежат в разных хромосомах. (Исключения возникают вследствие кроссинговера; см. ниже.) Если же вместо этого мы находим отношение 3 : 1, то гены, очевидно, сцеплены.

В процессе мейоза гомологичные хромосомы, прежде чем разойтись по разным ядрам, выстраиваются друг против друга. В это время части двух гомологичных хромосом могут перекрещиваться, отрываться и вновь присоединяться, но уже не к своей, а к другой хромосоме. Иными словами, хромосомы могут обмениваться фрагментами ДНК. Это явление называется *кроссинговером*. Кроссинговер ведет к перегруппировке генов, так что гены, которые ранее были сцеплены, оказываются теперь в разных хромосомах (рис. 16.16).

Насколько известно, кроссинговер с равной вероятностью может происходить в любой точке любой хромосомы. Следовательно, чем ближе друг к другу находятся в данной хромосоме два гена, тем меньше между ними возможных точек кроссинговера и тем реже будет кроссинговер между ними. Если гены близки друг к другу, то они будут оставаться в одной хромосоме и чаще передаваться по наследству вместе, чем порознь. По мере увеличения расстояния между генами все больше возрастает вероятность того, что кроссинговер разведет их по двум разным гомологичным хромосомам.

Относительное расстояние между двумя генами, лежащими в одной паре хромосом, можно определить, проведя большое число скрещиваний, сосчитав

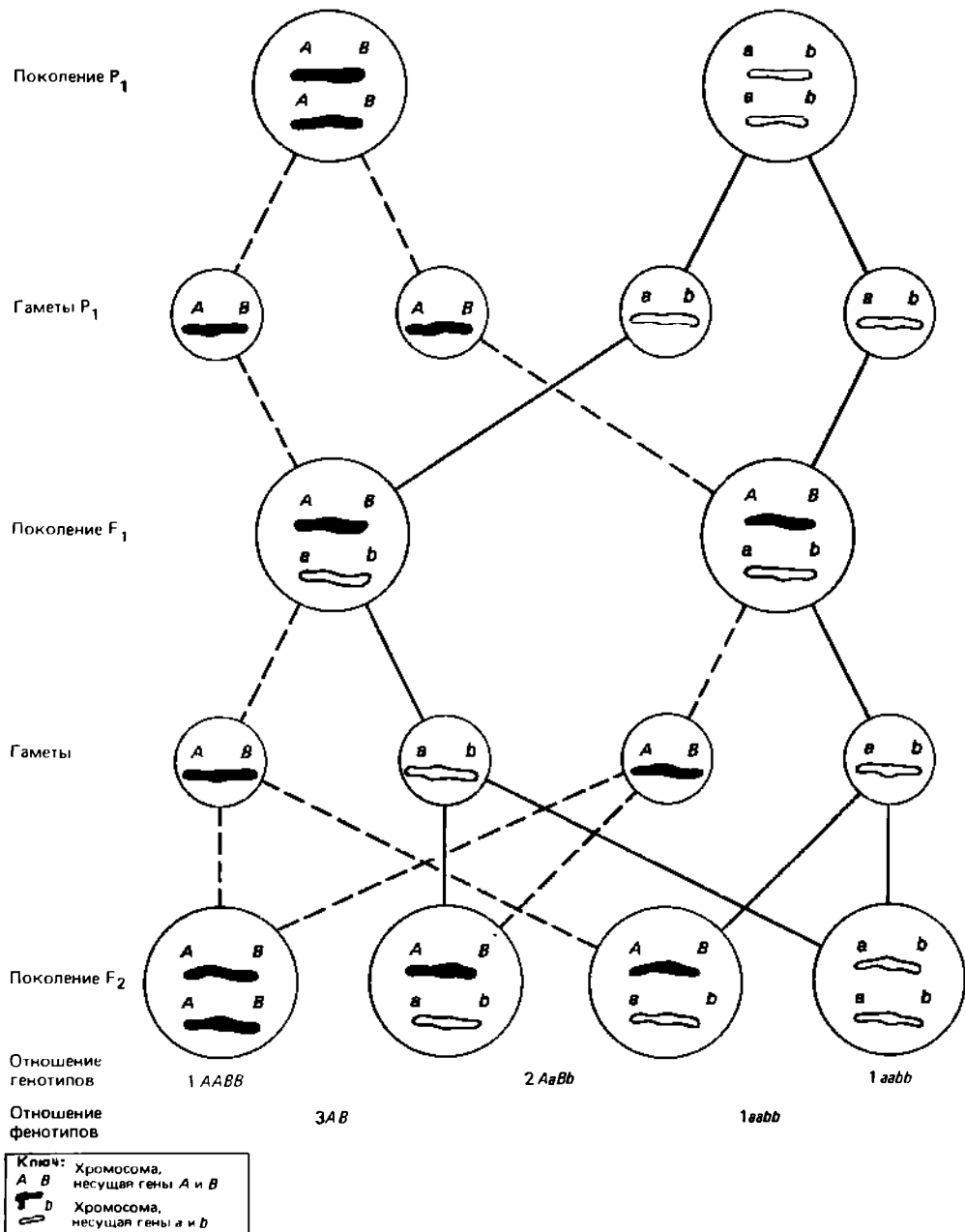


Рис. 16.15. Скрещивание с участием двух сцепленных пар генов, т.е. генов, находящихся в одной хромосоме. Гены, лежащие в одной хромосоме, не могут распределяться независимо; они передаются как единое целое (ср. с па-

рами Aa и Bb на рис. 16.14). Поэтому отношения фенотипов и генотипов в F_2 здесь не такое, как при дигибридном скрещивании с двумя несцепленными парами генов, а такое, как при моногибридном скрещивании.

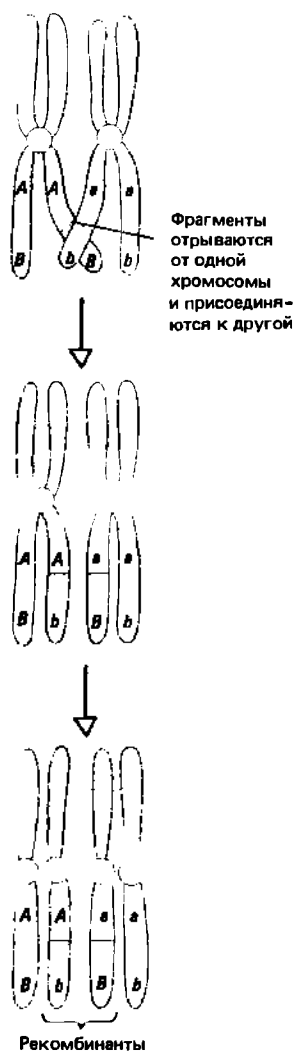


Рис. 16.16. Кроссинговер происходит в начале мейоза, когда реплицировавшиеся гомологичные хромосомы выстраиваются друг против друга. При этом участки гомологичных хромосом перекрещиваются, отрываются, а затем вновь присоединяются, но уже к другой хромосоме. В конечном итоге образуются четыре хромосомы с разными комбинациями генов. Хромосомы, названные здесь «рекомбинантами», несут новые комбинации генов (Ab и aB), отсутствовавшие в исходных хромосомах (AB и ab).

число потомков с каждым фенотипом и вычислив процент потомков с новыми, «кроссоверными» комбинациями генов. (В рассмотренном выше примере нам потребовалось бы для этого вычислить процент потомков, фенотипы которых свидетельствуют о том, что через гаметы родительских особей они получили хромосомы Ab или aB вместо хромосом AB и ab , имевшихся в соматических клетках этих особей.)

Накапливая данные от большого числа таких скрещиваний с разными комбинациями генных пар, генетики получают возможность строить хромосомные карты для различных организмов. Иными словами, они получают возможность определять, какие гены объединены в каких хромосомах и на каком относительном расстоянии друг от друга эти гены находятся (рис. 16.17). Подробные карты хромосом составлены для таких организмов, как плодовая

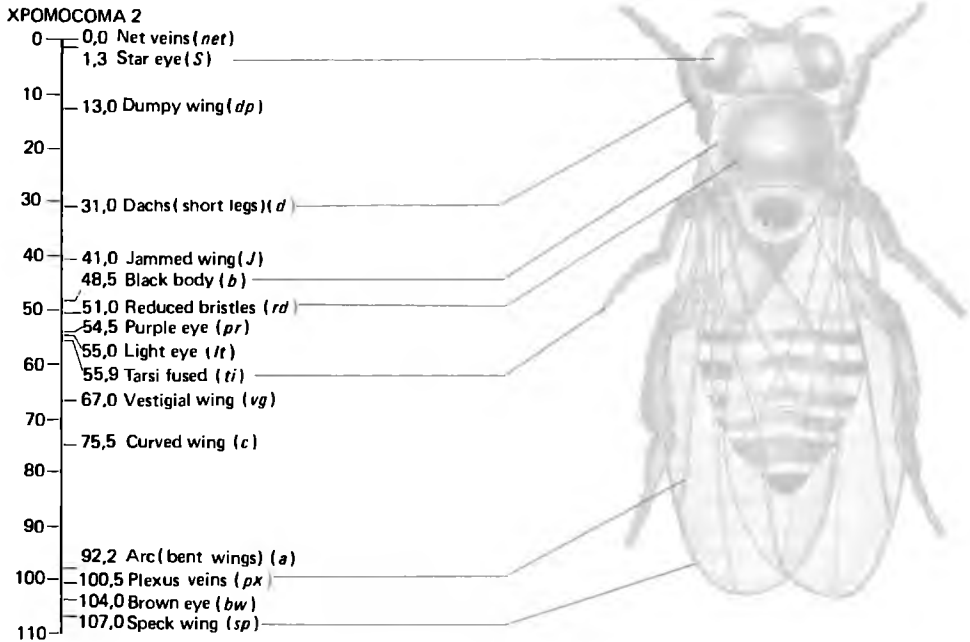


Рис. 16.17. Генетическая карта одной из хромосом плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Показано расположение мутантных генов, идентифицированных в каждой из указанных точек. Две из этих мутаций, а именно *star eye* и *jammed wing*, доминантны, но большая их часть принадлежит к числу рецессивных. Располо-

жение генов на карте никак не связано с расположением в организме мухи соответствующих морфологических структур, хотя для большей наглядности линии, ведущие к этим структурам, проведены так, чтобы они не пересекались.

мушка (*Drosophila*), лабораторные мыши, хлебная плесень (*Neurospora*), а также для некоторых бактерий и вирусов, т.е. для наиболее популярных объектов генетических исследований. (Хромосомная карта, представленная на рис. 16.17, имеет вид прямой линии, поскольку у эукариот линейны сами хромосомы. Напомним, что в бактериальных клетках содержатся кольцевые молекулы ДНК (см. рис. 14.12), а поэтому их генетические карты имеют форму кольца.)

Краткое содержание главы

Опыты Менделя послужили основой для развития современной генетики — науки, которая изучает, как наследуются гены, определяющие наследственные признаки. Менделю удалось выявить закономерности наследования благодаря тому, что он чрезвычайно удачно выбрал свой экспериментальный объект (горох), провел множество скрещиваний с участием сотен растений и, наконец, не просто зафиксировал полученные результаты, но и подверг их математической обработке. Пользуясь современной терминологией, выводы Менделя можно сформулировать следующим образом:

1. Наследственные признаки определяются дискретными единицами — генами, — которые передаются от родителей потомкам в процессе размножения.

2. Каждый наследственный признак любого растения определяется парой генов.

3. Гены, определяющие тот или иной признак, могут находиться в двух разных формах; у гетерозиготного индивидуума одна из них (доминантная) может маскировать присутствие другой (рецессивной) – закон доминирования.

4. Во время мейоза два члена каждой пары генов отделяются друг от друга и расходятся по разным клеткам (закон расщепления).

5. При оплодотворении каждый потомок получает пару генов для каждого признака – по одному гену (через гамету) от каждой из родительских особей.

6. Гены каждой из родительских особей сохраняются у потомков обособленно и могут вновь проявиться в более поздних поколениях, даже если в промежуточных поколениях они были у некоторых индивидуумов замаскированы вследствие явления доминирования.

7. Во время мейоза гены одной пары передаются потомкам независимо от генов других пар, если только они расположены в разных хромосомах (закон независимого распределения).

Поведение наследственных признаков в экспериментах по скрещиванию согласуется с поведением хромосом во время мейоза. Эта согласованность служит доказательством того, что гены находятся в хромосомах. Гены, располагающиеся в одной и той же хромосоме, сцеплены и наследуются как единое целое за исключением тех случаев, когда они разъединяются в результате кроссинговера, происшедшего во время мейоза.

Проверьте себя

1. У человека способность ощущать вкус фенилтиомочевины (ФТМ) является доминантным признаком. «Ощущающие» индивидуумы (*ТТ* или *Тt*) воспринимают как чрезвычайно горькие даже очень сильно разбавленные растворы ФТМ, тогда как «неощущающие» не воспринимают вкус этого вещества и в гораздо более высоких концентрациях.
 - а) Каковы генотипы супругов, если сами они ощущают вкус ФТМ, а один из их трех детей является «неощущающим»?
 - б) Каких фенотипов и в каких отношениях можно ожидать в потомстве от следующих скрещиваний:
 - гетерозигота × гетерозигота;
 - гомозиготный «ощущающий» индивидуум × гетерозигота;
 - гетерозигота × «неощущающий» индивидуум.
2. При скрещивании двух дрозофил с нормальными крыльями у 88 потомков из 123 были нормальные крылья, а у 35 – укороченные.
 - а) Как наследуются гены нормальных и укороченных крыльев?
 - б) Какими были генотипы родительских особей в этом скрещивании?
3. Если самку с укороченными крыльями (см. п. 2) скрестить с ее «отцом», то сколько мух с нормальными крыльями следует ожидать среди ее 80 потомков?
4. У ряда видов растений имеется рецессивный ген альбинизма: гомозиготные по этому гену (белые) экземпляры неспособны синтезировать хлорофилл. Если у растения табака, гетерозиготного по признаку альбинизма, произошло самоопыление и 500

- его семян проросли, то каким будет:
- а) ожидаемое число потомков с генотипом родительской формы;
 - б) ожидаемое число белых экземпляров.
5. От спаривания двух мышей – Снифля, имевшего шерсть нормальной окраски, и альбиноски Эсмеральды – родилось шесть мышат с нормальной окраской шерсти. Затем Эсмеральду спарили с Вискерсом, шерсть которого была той же окраски, что и у Снифля. В этом случае некоторые мышата в помете оказались белыми.
- а) Каковы вероятные генотипы Снифля, Вискерса и Эсмеральды?
 - б) Какого отношения фенотипов можно ожидать в потомстве от скрещивания самца из первого помета и самки из второго помета, имевшей шерсть нормальной окраски?
 - в) Каких результатов следует ожидать от скрещивания самца из первого помета с самкой-альбиноской из второго помета?
6. Хозяин ирландского сеттера собрался повязать своего кобеля. Однако ему известно, что в родословной его собаки есть носитель рецессивного гена, обуславливающего атрофию сетчатки. В гомозиготном состоянии этот ген вызывает слепоту. Прежде чем договариваться о вязке, владелец собаки должен убедиться в том, что она не является носителем этого гена. Как он может это сделать?
7. У кошек ген черной окраски шерсти (B) доминирует над геном рыжей окраски (b), а ген короткой шерсти (S) доминирует над геном длинной шерсти (s).
- а) Постройте решетку Пеннета для каждого из следующих скрещиваний:
 - А) $BbSs \times Bbss$
 - Б) $BBSs \times Bbss$
 - В) $BbSs \times bbss$
 - б) Какова ожидаемая доля особей с черной короткой шерстью среди потомков от скрещивания 2?
8. У растений томата ген пурпурной окраски стеблей (A) доминирует над геном зеленой окраски (a), а ген красной окраски плодов (R) доминирует над геном желтой окраски (r). Если скрестить два растения томата, гетерозиготных по обоим этим признакам, то какой будет среди потомков доля растений:
- а) с пурпурными стеблями и желтыми плодами;
 - б) с зелеными стеблями и красными плодами;
 - в) с пурпурными стеблями и красными плодами.
9. От скрещивания, о котором шла речь в п. 8, получено и высеяно 640 семян. Определите ожидаемое число растений:
- а) с красными плодами;
 - б) с зелеными стеблями;
 - в) с зелеными стеблями и желтыми плодами.
10. Если скрестить одну из родительских форм, указанных в п. 8, с растением, имеющим зеленый стебель и гетерозиготным по гену красной окраски плодов, то какой будет среди потомков доля растений:

- а) с пурпурными стеблями и желтыми плодами?
 б) с зелеными стеблями и желтыми плодами?
 в) с зелеными стеблями и красными плодами?
11. Владелец нескольких тигров, имевших шерсть нормальной окраски – с поперечными полосами – приобрел тигра с продольными полосами на шкуре. Скрестив это животное с одним из своих тигров, он получил потомство «в клеточку». При скрещивании этих клетчатых тигров между собой в потомстве преобладали «клетчатые» животные, но было также и несколько особей с поперечными и продольными полосами. Составьте схему проведенных скрещиваний и укажите генотипы, определившие полученную окраску шерсти.
12. У коров гены красной (RR) и белой ($R'R'$) окраски шерсти кодоминантны; у гетерозиготных особей (RR') шерсть чалая (красная с примесью белых волосков). У некоего фермера было три стада коров: белые паслись на клеверном поле, красные – на люцерновом, а чалые – на кукурузном. Был у него также чалый бык Фердинанд, обслуживавший коров на всех трех полях.
- а) Какой окраски шерсти у телят следовало ожидать в каждом стаде и в каких соотношениях?
 б) Фердинанд погиб от укуса пчелы, и фермер решил в память о своем любимом быке завести стадо, состоящее из одних только чалых коров. Он продал всех красных и белых коров и решил продавать всех красных и белых телят, которые родятся в дальнейшем. Какой масти быка следовало ему завести взамен Фердинанда, чтобы продать возможно больше телят?
13. У кур ген гороховидного гребня (P) доминирует над геном простого гребня (p), а по генам черной (B) и белой (B') окраски наблюдается неполное доминирование: особи с генотипом BB' имеют «голубую» окраску. Если скрещивать птиц, гетерозиготных по обоим парам генов, то какая доля потомков будет иметь:
- а) простой гребень?
 б) голубую окраску?
 в) белую окраску?
 г) белую окраску и гороховидный гребень?
 д) голубую окраску и простой гребень?
14. Самку дрозофилы, гетерозиготную по рецессивным генам темной окраски тела и миниатюрных крыльев, скрестили с самцом, имевшим темное тело и миниатюрные крылья. От этого скрещивания было получено:
- 249 мух с темным телом и нормальными крыльями;
 - 20 мух с нормальной окраской тела и нормальными крыльями;
 - 15 мух с темным телом и миниатюрными крыльями;
 - 216 мух с нормальной окраской тела и миниатюрными крыльями.
- Считаете ли вы, исходя из этих данных, две эти пары генов сцепленными или несцепленными? Если вы решили, что они сцеплены, то укажите, какое из двух приведенных ниже утвержде-

ний правильно описывает их сцепление у самки:

- а) гены темной окраски тела и миниатюрных крыльев лежат в одной хромосоме, а гены нормальной окраски тела и нормальных крыльев – в ее гомологе. Во время мейоза произошли кроссинговеры.
 - б) гены темной окраски тела и нормальных крыльев лежат в одной хромосоме, а гены нормальной окраски тела и миниатюрных крыльев – в ее гомологе. Во время мейоза произошли кроссинговеры.
15. У дрозофилы ген красных глаз доминирует над геном пурпурных глаз, а ген длинных крыльев доминирует над геном укороченных крыльев. Самку, гетерозиготную по обоим признакам, скрестили с самцом, имевшим пурпурные глаза и укороченные крылья. В F_1 было получено:
- 109 мух с красными глазами и длинными крыльями
 - 114 мух с красными глазами и укороченными крыльями
 - 122 мухи с пурпурными глазами и длинными крыльями
 - 116 мух с пурпурными глазами и укороченными крыльями
- Считаете ли вы, исходя из этих данных, эти две пары генов сцепленными или несцепленными? Если вы решили, что они сцеплены, то укажите, какое из двух приведенных ниже утверждений правильно описывает их сцепление у самки:
- а) гены красных глаз и длинных крыльев находились в одной хромосоме, а гены пурпурных глаз и укороченных крыльев – в ее гомологе. Во время мейоза произошли кроссинговеры.
 - б) гены красных глаз и укороченных крыльев находились в одной хромосоме, а гены пурпурных глаз и длинных крыльев – в ее гомологе. Во время мейоза произошли кроссинговеры.

Вопросы для обсуждения

1. В анализирующем скрещивании индивидиум с доминантным фенотипом, но неизвестным генотипом скрещивают с индивидиумом, гомозиготным по данному рецессивному признаку. Такое скрещивание дает возможность определить неизвестный генотип. Допустим, было проведено скрещивание индивидиумов rr и R_{-} (где $-$ может означать либо R , либо r). К какому результату приведет анализирующее скрещивание, если испытуемый индивидиум: а) имеет генотип RR ? б) имеет генотип Rr ? В какой мере можно быть уверенным, что этот индивидиум имеет генотип RR , если в потомстве от скрещивания отсутствуют индивидиумы rr ?
2. Как видно на рис. 16.14, две пары хромосом могут выстраиваться в метафазе I двумя разными способами, так что индивидиум, гетерозиготный по двум парам генов, находящимся в разных парах хромосом ($AaBb$), способен образовать гаметы четырех типов. Рассмотрим случай гетерозиготности по трем парам генов ($AaBbCc$), находящимся в трех разных парах хромосом. Сколько существует способов, какими эти хромосомы могут выстраиваться в метафазе I и сколько разных типов гамет при этом обра-

зуется? Сколько разных типов гамет может образоваться у человека с его 23 парами хромосом?

3. Мендель изучал поведение двух пар генов, лежавших в одной хромосоме, но при этом он получил результаты, близкие к отношению $9:3:3:1$, которого следует ожидать для несцепленных генов. Как часто такие гены должны вовлекаться в кроссинговер, для того чтобы их сцепление осталось незамеченным в опытах, подобных тем, какие проводил Мендель?
4. Как можно убедиться в том, что гены, о которых шла речь в п. 3, в конечном счете все же сцеплены?

Глава 17

Типы наследования и экспрессия генов

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Объяснить, как мутации могут повлиять на белок, кодируемый тем или иным геном, и как это связано с фенотипической экспрессией мутантных генов.
2. Выявить в соответствующем скрещивании отношения 1:2:1 и 2:1, характерные для летальных генов, и правильно составив схемы скрещиваний, продемонстрировать знание типов наследования, ожидаемых в тех случаях, когда родительские особи несут летальные гены.
3. Назвать возможные генотипы людей с группами крови А, В, АВ и О и, исходя из этих генотипов, решать генетические задачи.
4. Объяснить, в чем заключается различие между сериями множественных генов и полигенными признаками; привести примеры тех и других.
5. Указать механизм определения пола (свойственный каждому полу набор «половых хромосом») и типы наследования сцепленных с полом генов у млекопитающих; использовать эти сведения при решении генетических задач.
6. Объяснить, в чем заключается различие между признаками, сцепленными с полом, и признаками, зависящими от пола; привести примеры тех и других.
7. Назвать не менее пяти факторов, способных влиять на экспрессию определенного гена у данного организма.
8. Объяснить, как наследуются такие генетические заболевания человека, как гемофилия, цветовая слепота, серповидноклеточная анемия, болезнь Тея-Сакса и фенилкетонурия.

Носители генетической информации—гены—это участки хромосомной ДНК, в которых закодирована аминокислотная последовательность полипептидов или белков (см. разд. 15.2 и 3). Из гл. 9 мы знаем, что белок нормально функционирует лишь в том случае, если его молекула надлежащим образом свернута, а для этого правильные аминокислоты должны располагаться в ней в правильной последовательности.

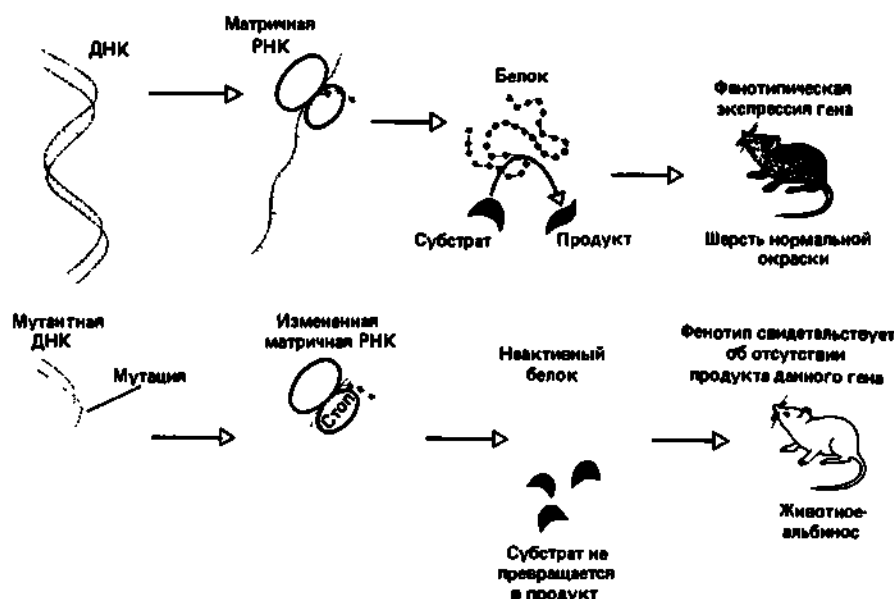


Рис. 17.1. Появление рецессивного гена в результате мутации. В этом примере ДНК кодирует фермент, необходимый для синтеза пигмента, от которого зависит окраска шерсти.

У мутанта образуется аномальный, неактивный фермент, и поэтому пигмент у него не синтезируется. Животное оказывается альбиносом.

Генной мутацией называют изменение одного из многочисленных нуклеотидов ДНК – выпадение какого-нибудь нуклеотида, добавление нового нуклеотида или превращение одного нуклеотида в другой, что в свою очередь приводит к изменению белка, синтезируемого по инструкциям, содержащимся в данном гене. Мутация может сделать синтез соответствующего белка вообще невозможным или может привести к тому, что клетка начнет вырабатывать белок с иной аминокислотной последовательностью. Такой измененный белок будет выполнять свою функцию в организме менее эффективно (рис. 17.1). Серьезность последствий, к которым приведет мутация, зависит от того, как сильно она изменит белок, а также от того, насколько важен данный белок для организма.

В XX в. стало ясно, что некоторые врожденные нарушения есть не что иное, как фенотипическая экспрессия мутантных генов. Это побудило ученых заняться изучением природы мутаций, наследования и экспрессии мутантных генов и возможным влиянием на них факторов среды.

В этой главе мы рассмотрим некоторые типы наследования, которые остались неизвестными Менделю; речь пойдет главным образом о примерах, касающихся человека. Мы узнаем также, как эти типы наследования связаны с тем фактом, что гены экспрессируются через свои продукты, т.е. через белки, кодируемые генной ДНК.

17.1. Летальные гены

В гл. 16 мы познакомились с несколькими парами генов, в которых один ген был доминантным, а другой рецессивным. Почему один ген является доминантным, а другой рецессивным? Ответить на этот вопрос по большей части совсем не просто, но иногда причина бывает ясна. Мутантная ДНК, не кодирующая никакой белок или кодирующая белок, лишенный активности, не будет экспрессироваться, т. е. представляет собой рецессивный ген. У гетерозиготных индивидуумов нормальный ген направляет синтез нормального белка, а рецессивный ген никакого вклада в синтез функционального белка не вносит. Такой индивидуум имеет нормальный фенотип; нормальный ген в этом случае доминирует. У индивидуума, гомозиготного по данному рецессивному гену, соответствующий белок не образуется, а поэтому нормальная экспрессия данного признака невозможна. Рецессивный фенотип — это отсутствие нормального признака; так, белый экземпляр растения — это результат «отсутствия хлорофилла», а карликовость — результат «отсутствия ростовых веществ».

Если белок, о котором идет речь, необходим для жизни данного организма, то организм, неспособный образовать активную форму этого белка, обречен на гибель, и дефектный ген называется в этом случае *летальным геном*. Доминантные летальные гены существуют, но в большинстве случаев они быстро элиминируются, потому что вызывают гибель несущего их организма. Рецессивные же летальные гены могут и не причинять вреда гетерозиготному индивидууму; поэтому они могут передаваться следующим поколениям и распространяться в популяции весьма широко. Подсчитано, что в среднем человек гетерозиготен приблизительно по 30 летальным рецессивным генам. Это больше, чем у многих других организмов, и отчасти именно этим объясняется тот факт, что у людей среди потомков от браков между близкими родственниками процент летальных наследственных признаков выше, нежели при близкородственных скрещиваниях у большинства других видов.

Если одна копия «нормального» гена не обеспечивает образования его белкового продукта в количестве, достаточном для нормального функционирования организма, то по данному гену наблюдается неполное доминирование. В таких случаях гетерозигота отличается по фенотипу от обеих гомозигот. У человека, например, имеется летальный ген, обуславливающий в гетерозиготном состоянии брахидактилию, т. е. укорочение средней фаланги пальцев; палец при этом выглядит так, как будто в нем не три, а две фаланги. У гомозигот этот ген является причиной аномального развития скелета. Дети, гомозиготные по этому гену, рождаются без пальцев и с другими нарушениями в развитии скелета, приводящими к смерти в раннем возрасте.

В тех случаях, когда брахидактилией страдают оба родителя, можно ожидать, что из каждых четырех детей один будет гомозиготен по этому летальному гену и умрет в раннем детстве, два будут гетерозиготны, т. е. будут страдать брахидактилией, и один будет нормальным (рис. 17.2). Это отношение 1:2:1, типично для тех случаев, когда нормальный ген обладает неполным доминированием.

Некоторые летальные гены представляют собой результат мутации генов, кодирующих белки, настолько важные для организма, что без них зародыш не может развиваться нормально. У животных, приносящих одновременно по несколько детенышей, зародыши, гибнущие на ранних стадиях развития, рассасываются в матке, так что оставшиеся потомки дают отношение 2:1, т. е.

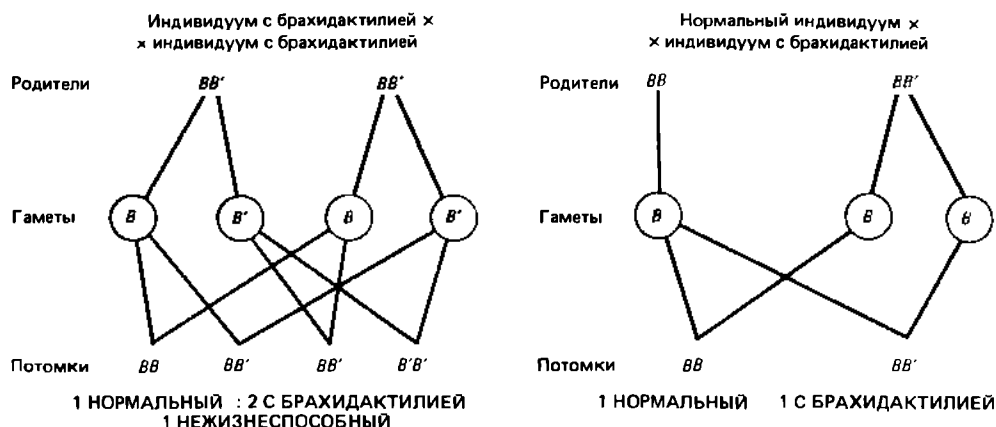


Рис. 17.2. Один из летальных генов человека. Нормальный ген B неполностью доминирует над геном брахидактилии B' . Здесь следует обратить внимание на характерное отношение

генотипов и фенотипов для сочетаний «гетерозигота × гетерозигота» и «нормальный индивидуум × гетерозигота».

$\frac{2}{3}$ гетерозигот и $\frac{1}{3}$ гомозиготных нормальных потомков (рис. 17.3). У мышей, например, ген короткохвостости (T') в гомозиготном состоянии вызывает гибель зародышей на ранних стадиях развития. Погибшие зародыши рассасываются. Если в ранние сроки беременности извлечь таких зародышей из матки, то можно убедиться в том, что у них отсутствует позвоночник, а также те ткани, из которых позднее должны развиться мышцы, почки и многие другие важные органы. У гетерозигот (TT') хвосты короче, чем у нормальных особей (TT).

Подобный летальный ген имеется и у кошек. Бесхвостые кошки гетерозиготны по этому гену; их позвоночник укорочен и поэтому у них нет хвоста. Нарушение развития может затронуть не только последние позвонки, но и задний отдел кишечника; такой кошке уже, очевидно, не прожить «девять жизней».

Широко известный ген человека, который в гомозиготном состоянии часто оказывается летальным, ответствен за серповидноклеточную анемию. Соответствующий нормальный ген кодирует одну из полипептидных цепей (бета-цепь) гемоглобина – белка, функция которого заключается в переносе кислорода; этот белок находится в эритроцитах и обуславливает их красный цвет. У мутантного гена один из нуклеотидов, присутствующих в нормальной ДНК, заменен другим, в результате чего и в бета-цепи гемоглобина одна из аминокислот заменена другой.

Это изменение, казалось бы столь ничтожное, влечет за собой роковые последствия. При аномально низком содержании кислорода молекулы гемоглобина в эритроцитах, содержащих гемоглобин S , агрегируют, образуя волокна. Вследствие этого эритроциты деформируются, приобретая серповидную форму (рис. 17.4). Такие эритроциты застревают в мелких кровеносных сосудах, и кровоснабжение участков, обслуживаемых этими сосудами, нарушается. Нарушение кровоснабжения вызывает разнообразные симптомы: чувство усталости, судороги, раздражительность.

Ген серповидноклеточности и соответствующий нормальный ген кодоминантны, так что у гетерозиготных индивидуумов синтезируются и нор-

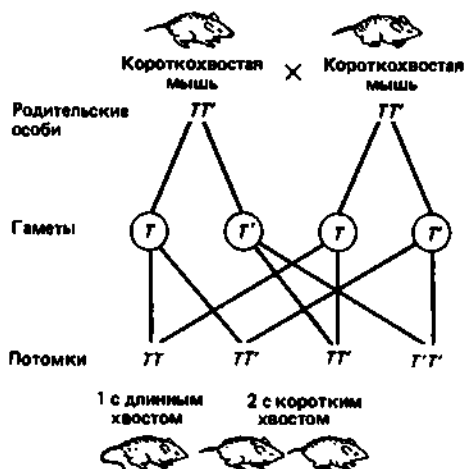


Рис. 17.3. Летальный ген, по которому среди потомков наблюдается отношение 2 : 1. Ген короткохвостости (T') у мышей вызывает гибель зародышей, гомозиготных по этому рецессивному гену (показано голубым), на ранних стадиях развития. Гомозиготы по рецессивному гену короткохвостости никогда не обнаруживаются в потомстве, рожденном от короткохвостых родительских особей. У одной трети потомков хвосты нормальной длины, а у двух третей хвосты короткие.

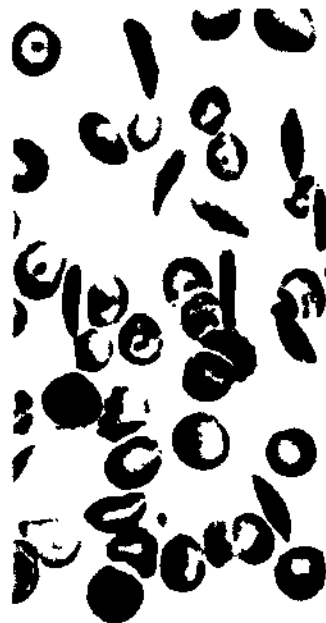


Рис. 17.4. Эритроциты больного серповидноклеточной анемией. В норме эритроциты имеют форму двояковогнутого диска. Серповидную форму клетки приобретают лишь при низком содержании кислорода в крови. (Carolina Biological Supply Company.)

мальные и мутантные бета-цепи. Эритроциты таких людей приобретают серповидную форму лишь при крайне низком содержании кислорода, например на больших высотах. Без специальных тестов такие гетерозиготные индивидуумы могут и не знать о том, что они являются носителями гена серповидноклеточности. Гомозиготные индивидуумы страдают гораздо сильнее, потому что у них дефектны все бета-цепи.

Индивидуумов, гетерозиготных по тому или иному генетическому нарушению, называют *носителями*, а гомозиготных — *больными*. Про людей, гетерозиготных по гену серповидноклеточности, иногда говорят, что они больны серповидноклеточной анемией. Это неверно, ибо это предполагает, что носитель данного гена менее жизнеспособен, нежели нормальный гомозиготный индивидуум. Между тем в действительности это обычно не так.

Около 90% индивидуумов, гомозиготных по гену серповидноклеточности, умирает в раннем возрасте. Можно было бы ожидать, что такой летальный ген будет быстро элиминироваться естественным отбором, поскольку гомозиготы по этому гену умирают слишком рано и не могут передать его потомству. Однако в тропической Африке на весьма обширных пространствах от 20 до 40% людей гетерозиготны по этому гену. В пятидесятых годах исследователи обратили внимание на один примечательный факт: оказалось, что эти

люди живут в местах, где распространена особо вирулентная форма малярии.

Наличие хотя бы одной копии серповидноклеточности делает человека более устойчивым к малярии. Эритроциты, содержащие гемоглобин S, приобретают серповидную форму легче, если они заражены малярийным плазмодием. Когда эритроцит деформируется, находящийся в нем паразит погибает. Это позволяет защитной системе организма справиться с паразитами, оставшимися в недеформированных эритроцитах, прежде чем болезнь войдет в полную силу. Таким образом, в районах, где распространена малярия, гетерозиготность по гену серповидноклеточности дает человеку определенное преимущество. Хотя в гомозиготном состоянии этот ген обычно летален, для гетерозиготных индивидуумов он служит защитой от болезни, которая часто заканчивается смертью.

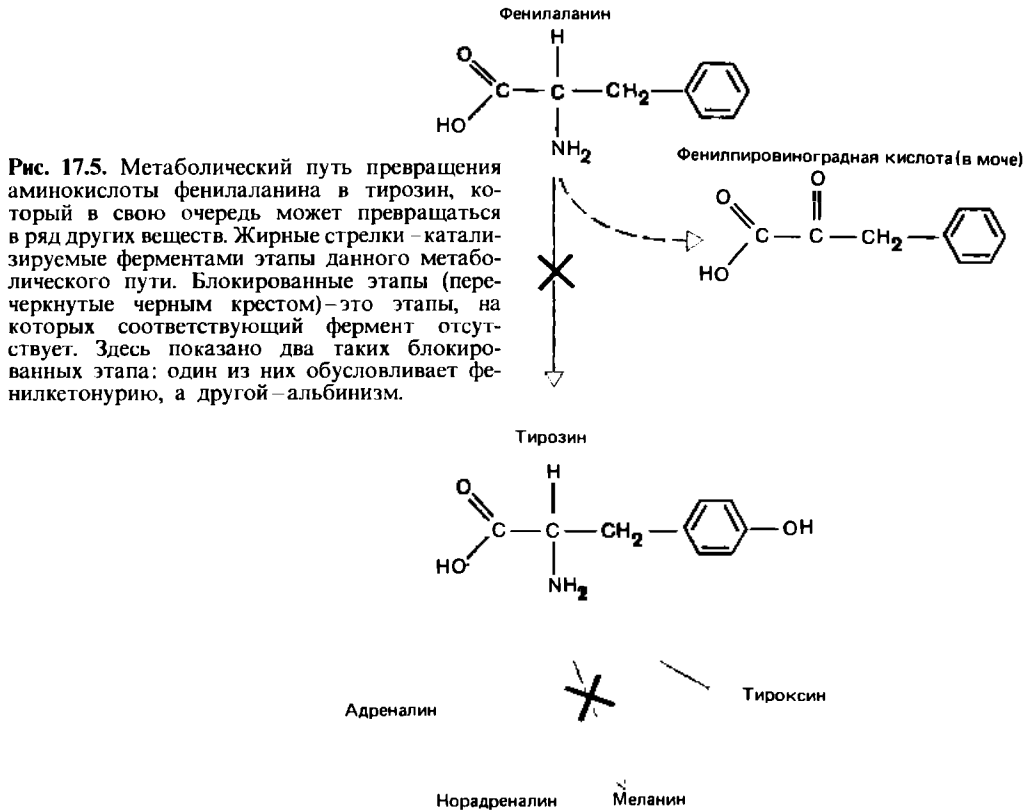
Болезнь Тея–Сакса, проявляющаяся в нарушении развития головного мозга и приводящая к смерти в возрасте около четырех лет, обусловлена наличием рецессивного летального гена. У индивидуумов, гомозиготных по этому гену, отсутствует фермент, ответственный за метаболические превращения определенного липида в клетках мозга. Без этого фермента липид накапливается, и клетки утрачивают способность нормально функционировать. Лечить эту болезнь пока не умеют. Известно, что среди еврейского населения Восточной Европы из каждых 30 человек один гетерозиготен по данному гену. Однако в США приблизительно одна треть всех случаев болезни Тея–Сакса приходится на долю детей из нееврейских семей.

Среди белого населения США чаще всего встречается летальный ген, обуславливающий *кистозный фиброз*—болезнь, при которой бронхиолы, а также протоки поджелудочной железы и печени заполняются густой слизью. Жертвы кистозного фиброза умирают обычно от инфекционных респираторных заболеваний в детском и юношеском возрасте, не доживая до 20 лет. Предполагают, что ген, ответственный за кистозный фиброз, кодирует один из ферментов цепи переноса электронов (см. разд. 12.4).

17.2. Врожденные нарушения метаболизма

Совокупность биохимических реакций, протекающих в организме, называют *метаболизмом*. Многие гены кодируют белки, участвующие в качестве ферментов в тех или иных метаболических реакциях. Мутация в таком гене может привести к тому, что организм будет вырабатывать менее активный или совсем неактивный фермент, а иногда и к полному прекращению синтеза фермента. При этом реакция, в норме катализируемая данным ферментом, либо замедляется, либо вообще не происходит, что и обуславливает соответствующее наследственное нарушение—одно из так называемых *врожденных нарушений метаболизма*. Таких нарушений известно много. Степень их влияния на фенотип зависит от того, насколько важен затронутый фермент для организма. Выше мы видели, что болезнь Тея–Сакса и кистозный фиброз приводят к смерти. Некоторые другие генетические аномалии вызывают в организме различные серьезные нарушения, однако не являются летальными.

Фенилкетонурия и **альбинизм** затрагивают один и тот же метаболический путь (рис. 17.5). Фенилкетонурией страдают индивидуумы, гомозиготные по рецессивному гену, лишаящему их способности синтезировать один из ферментов, необходимых для превращения аминокислоты фенилаланина в другую аминокислоту—тирозин. Вместо того чтобы превращаться в тирозин, фенилаланин превращается в фенилпировиноградную кислоту, которая



в токсических количествах накапливается в крови, поражает головной мозг и (если вовремя не прибегнуть к лечению) вызывает умственную отсталость. Моча больных также содержит фенилпировиноградную кислоту, придающую ей характерный запах. В настоящее время фенилкетонурию лечат при помощи специальной диеты. Для этого в первые годы жизни ребенка из его рациона почти полностью исключается фенилаланин. По завершении развития головного мозга больного с фенилкетонурией переводят на обычный рацион; однако женщине с таким генетическим нарушением следует во время беременности придерживаться диеты с низким содержанием фенилаланина, чтобы предотвратить аномальное развитие головного мозга плода. В США во многих штатах все новорожденные в обязательном порядке подвергаются специальным тестам на фенилкетонурию и на некоторые другие врожденные нарушения метаболизма.

У индивидумов, гомозиготных по гену альбинизма, отсутствует фермент, в норме катализирующий превращение тирозина в меланин, т.е. пигмент, от которого зависит коричневый или черный цвет глаз, волос и кожи. У альбиносов белые волосы и очень светлые кожа и глаза. Естественно может возникнуть вопрос, не являются ли больные с фенилкетонурией тоже альбиносами, поскольку в их организме не образуется тирозин, из которого в конечном счете и получается меланин. Однако, такие больные не альбиносы, потому что тирозин не только образуется в самом организме из фенилаланина, но и по-

ступает в организм с пищей. Правда, больные с фенилкетонурией обычно бывают светлоглазыми, светлокожими и светловолосыми. Могут, конечно, и среди них встретиться альбиносы, но лишь в том случае, если данный индивидуум гомозиготен по обоим рецессивным генам.

17.3. Серии множественных генов

До сих пор мы говорили только о генах, существующих в двух различных формах. Однако многие гены состоят из сотен нуклеотидов, так что мутации могут происходить во многих разных участках гена и порождать много различных новых его форм. Разумеется, каждый данный индивидуум несет в себе не более двух из таких разных форм, поскольку все гены представлены в организме парами, по одному в каждой из гомологичных хромосом.

Пожалуй, наиболее известным примером такого рода служит ген, определяющий группы крови системы АВО у человека. Этот ген встречается в трех главных формах: I^A , I^B и i . Формы I^A и I^B кодируют два разных фермента, каждый из которых присоединяет к одному из белков на поверхности эритроцитов определенный сахар. Форма i не кодирует никакого фермента. У индивидов, несущих ген I^A и ген I^B , синтезируются оба фермента, т.е. гены I^A и I^B кодоминантны. Ген i рецессивен по отношению к обоим этим генам. В табл. 17.1 представлены возможные генотипы и фенотипы для этой системы групп крови.

Таблица 17.1. Возможные генотипы для различных групп крови (фенотипов) в системе АВО у человека

Группа крови (фенотип)	Генотип	Частота у населения США
О	ii	45%
А	$I^A I^A$ (или $I^A i$)	41%
В	$I^B I^B$ (или $I^B i$)	10%
АВ	$I^A I^B$	4%

Помимо системы АВО имеется и много других систем групп крови, определяемых генами, находящимися в других участках в различных хромосомах. Среди них наиболее широко известна группа крови Rh, весьма важная с медицинской точки зрения (подробно об этом мы будем говорить в разд. 22.4).

Группы крови нашли интересное применение при установлении отцовства, когда, например, предполагаемому отцу предъявляется иск, или при подозрении, что детей перепутали в родильном доме. Достаточно нескольких капель крови, чтобы определить группу крови ребенка и его предполагаемых родителей, а затем на основании этих генетических данных решить, мог ли данный человек (или данная супружеская чета) произвести на свет ребенка с такой группой крови. Таким путем нельзя доказать, что именно этот мужчина или именно эта женщина является отцом или матерью данного ребенка, но часто можно доказать, что родителем этого ребенка данный человек быть не может. Если, например, человек с группой крови АВ имеет генотип $I^A I^B$, то он не может быть отцом ребенка с группой крови О. Ребенок с группой крови О имеет генотип ii , и, стало быть, у его отца должен иметься хотя бы один ген i , который он мог бы передать своему ребенку (см. табл. 17.1). В то же время данный человек может быть отцом ребенка с группой крови А или В. Однако на свете есть много других людей, которые по своим группам крови могли

бы быть отцом этого ребенка, а потому однозначно установить отцовство на основании групп крови нельзя.

Недавно для решения вопроса об отцовстве начали использовать белки, кодируемые другими сериями множественных генов, а именно белки, находящиеся на поверхности лейкоцитов. Существуют четыре разных гена, кодирующих эти белки, причем каждый представлен большим числом различных форм – от 9 до 16. Это обеспечивает столь большое разнообразие возможных генотипических комбинаций, что любой индивидуум (за исключением монозиготных близнецов) несет на клеточных мембранах своих лейкоцитов совершенно уникальные «химические отпечатки пальцев». Благодаря этому тест на лейкоцитарные белки можно использовать в тех случаях, когда тест на группы крови АВО при решении вопроса об отцовстве оказывается несостоятельным. Данная методика отличается очень высокой точностью, так что со времени ее введения в практику число отцов, которым приходится принимать на себя материальную ответственность за своих потомков, весьма ощутимо возросло.

17.4. Полигенные признаки

Наряду с отдельными генами, представленными множеством форм, существуют и *полигенные признаки*, т.е. признаки, контролируемые многими генами, находящимися в разных участках хромосомы, а иногда даже и в разных парах хромосом. У человека среди известных нам примеров этого рода можно назвать такие признаки, как рост, умственные способности, телосложение, а также цвет волос и цвет кожи. Цвет кожи у человека – полигенный признак, изучению которого уделялось очень много внимания, впрочем, и до сих пор вопрос о числе генов, контролирующих этот признак, остается предметом споров. У очень темнокожих людей во всех хромосомных участках, от которых зависит цвет кожи, находятся гены, ответственные за синтез темного пигмента меланина, тогда как у светлокожих людей многие из таких участков заняты генами, не кодирующими необходимые для этого синтеза ферменты. Полагают, что эти гены аддитивны: чем больше у человека генов, ответственных за синтез меланина, тем больше меланина образуется в его организме и тем темнее его кожа.

Полигенные признаки с трудом поддаются изучению, потому что непросто вычленить эффект каждого отдельного гена в данном фенотипическом признаке, отделив его от эффекта других генов. Влияние среды еще больше запутывает дело; скажем, в нашем примере с цветом кожи люди могут быть более или менее смуглыми в зависимости от интенсивности загара.

Признаки, контролируемые многими генами, распространены в природе весьма широко. Именно это обстоятельство и ввело в заблуждение ученых, выдвинувших в XIX в. теорию слитной наследственности. Действительно, часто кажется, что полигенные признаки сливаются. Фенотипы разных индивидуумов изменчивы в широких пределах, а потомки родителей, находящихся в крайних точках этой шкалы, как правило, занимают на шкале некое среднее положение (рис. 17.6).

17.5. Определение пола

У многих видов самое заметное фенотипическое различие между индивидуумами – это их пол. Одновременно это и одно из наиболее глубоких различий, потому что пол влияет на многие органы, непосредственно с половым



Рис. 17.6. Длина початка у кукурузы – полигенный признак. При скрещивании двух линий кукурузы – с короткими и с длинными початками – в F_1 растения имеют початки средней длины. В F_2 размах изменчивости по этому признаку довольно велик, хотя лишь редкие початки бывают столь же длинными или столь же короткими, как у родительских форм. Числа – длина початков в сантиметрах; высота столбиков – процент растений в данном поколении с початками указанной длины.

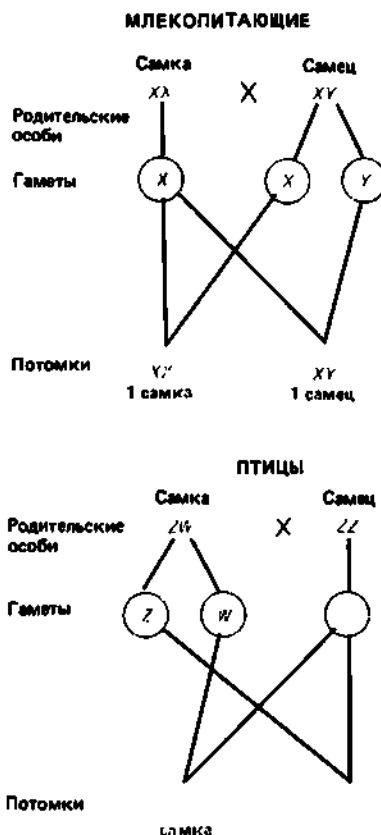


Рис. 17.7. Определение пола у млекопитающих и птиц путем наследования двух разных хромосом.

воспроизведением не связанные, а половые гормоны накладывают отпечаток на экспрессию многих генов. У большинства известных нам животных пол определяется генетически.

Простейшее скрещивание, при котором потомство состоит наполовину из самок и наполовину из самцов (отношение 1:1), – это скрещивание между гомозиготой и гетерозиготой. У человека и у большинства других млекопитающих, а также у птиц один пол гетерозиготен, а другой гомозиготен по целой паре хромосом, называемых *половыми хромосомами* (рис. 17.7). У большей части млекопитающих по половым хромосомам гетерозиготны самцы, имеющие одну X- и одну Y-хромосому, а самки имеют две X-хромосомы. В отли-

чие от млекопитающих у птиц гетерозиготны самки, несущие одну Z- и одну W-хромосому, тогда как самцы несут две Z-хромосомы.

Данные, которыми мы располагаем, показывают, что у каждого зародыша имеются гены, необходимые для развития индивидуума как мужского, так и женского пола. Под действием гормонов из зародышей птиц и млекопитающих можно получать особей генетически «неправильного» пола. В нормальных условиях гормоны, вырабатываемые яичниками или семенниками, поддерживают у каждого индивидуума развитие «правильного» пола.

Как половые хромосомы определяют пол? На ранних стадиях развития у зародыша образуются зачаточные репродуктивные органы, не являющиеся ни мужскими, ни женскими. Что из них разовьется, зависит от половых хромосом. У человека в Y-хромосоме находится ген, под контролем которого определенные клетки продуцируют особый белок, локализующийся на клеточной поверхности. При наличии этого белка из репродуктивных органов зародыша развиваются семенники (мужские органы, которые со временем станут вырабатывать сперматозоиды). Семенники же в свою очередь вырабатывают гормоны, стимулирующие дифференцировку мужских половых путей.

Семенники начинают дифференцироваться на 6-й неделе зародышевого развития. Если этого не произойдет, то из репродуктивных органов на следующей неделе дифференцируются яичники (женские органы, в которых образуются яйцеклетки). В остальном развитие женских половых путей происходит автоматически, без каких-либо гормональных сигналов со стороны яичников. Если удалить яичники или семенники до того, как произойдет дифференцировка половой системы, то у зародыша разовьются женские половые пути.

Итак, Y-хромосома несет по меньшей мере один ген, дающий зародышу первый «толчок» на пути его превращения в самца. Наличие Y-хромосомы обеспечивает мужскую природу, тогда как зародыши, несущие одни только X-хромосомы, превращаются в фенотипически женские особи (табл. 17.2). Из всех генов, участвующих в определении пола, только ген Y-хромосомы, «запускающий» дифференцировку семенников, локализован в половой хромосоме. Позднее вступают в действие многие другие гены, но все они находятся в неполовых хромосомах, в так называемых *аутосомах*.

На ранних стадиях зародышевого развития у самки млекопитающего функционируют обе X-хромосомы. Позже, однако, во всех клетках (кроме тех, из которых разовьются яичники и яйцеклетки) одна из двух X-хромосом инак-

Таблица 17.2. Фенотипы при различных наборах половых хромосом у человека

Половые хромосомы	Фенотип ¹⁾
XX	Нормальная женщина
XU	Нормальный мужчина
—	—
XXX	Женщина; фертильная или стерильная
X (синдром Тёрнера)	Женщина; стерильная (яичники рудиментарны или отсутствуют)
XXU (синдром Клейнфельтера)	Мужчина; возможна умственная отсталость
XXU	Мужчина
XUU	Мужчина; высокий; склонный к образованию угрей

¹⁾ Дефекты в различных генах, контролирующих синтез гормонов, могут изменить фенотип, характерный в норме для данной комбинации половых хромосом.

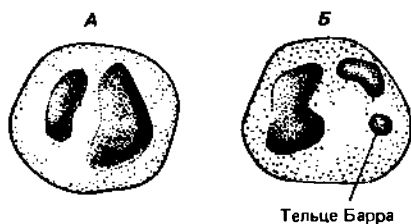


Рис. 17.8. Ядра лейкоцитов мужчины (А) и женщины (Б). В ядре лейкоцита женщины видно тельце Барра, встречающееся в клетках самок млекопитающих. Тельце Барра — это высококонденсированная Х-хромосома.

тивируется. Какая из Х-хромосом данной клетки утратит активность, определяется случайным образом; известно только, что у всех потомков этой клетки неактивной бывает одна и та же Х-хромосома. Такая неактивная Х-хромосома остается в конденсированной форме. Под микроскопом ее легко распознать в виде особой структуры, называемой *тельцем Барра* (рис. 17.8).

Вследствие такой инактивации в любой клетке самки млекопитающего присутствует только одна активная Х-хромосома. Клетки самца млекопитающего также содержат по одной активной Х-хромосоме, поскольку в каждой из них имеется одна Х-хромосома и одна Y-хромосома. Присутствие или отсутствие тельца Барра позволяет распознавать мужские и женские клетки млекопитающих, например, для проверки пола в сомнительных случаях на Олимпийских играх или других спортивных состязаниях. Тельце Барра служит также в некоторых экспериментах удобным «генетическим маркером».

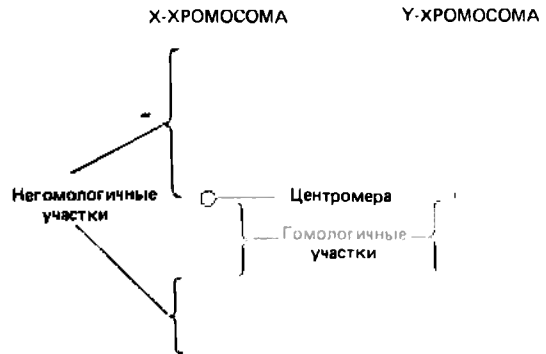
Аномальное число половых хромосом (см. табл. 17.2) возникает в тех случаях, когда нарушается расхождение хромосом в мейозе и в гаметы попадает на одну хромосому больше или, наоборот, меньше. Клетки, содержащие больше двух Х-хромосом, содержат и больше чем одно тельце Барра, потому что активна в них, как и всегда, только одна Х-хромосома.

17.6. Сцепление с полом

Нам известен только один ген, определяющий пол; этот ген находится в Y-хромосоме, а в Х-хромосоме таких генов нет. Однако Х-хромосома несет ряд других генов и, вероятно, несколько генов локализуется также в Y-хромосоме. У млекопитающих часть Х-хромосомы гомологична части Y-хромосомы; гены этих гомологичных участков ведут себя так же, как и любые другие гены. Для других участков Х-хромосомы соответствующих участков в Y-хромосоме нет; находящиеся здесь гены называют *сцепленными с полом* (рис. 17.9). У самцов млекопитающих любой рецессивный ген, локализующийся в одном из негомологичных участков Х-хромосомы, экспрессируется в фенотипе, потому что в Y-хромосоме нет гена, который мог бы его маскировать. У самки такой рецессивный ген проявляется в фенотипе лишь в том случае, если он присутствует в двух копиях. Вследствие этого фенотипические признаки, определяемые рецессивными сцепленными с полом генами, встречаются у самцов млекопитающих чаще, чем у самок. В этом заключается одна из причин того, что смертность среди самцов млекопитающих в любом возрасте выше, чем среди самок: ведь известно, что многие рецессивные гены обладают вредным эффектом.

У человека хорошо известны такие рецессивные сцепленные с полом признаки, как *цветовая слепота*, *гемофилия* и один из видов *мышечной дистрофии*. Рассмотрим случай брака между женщиной с нормальным цветовым зре-

Рис. 17.9. В X- и Y-хромосомах человека имеются гомологичные участки, содержащие парные гены. В X-хромосоме известно также два неомологичных участка, содержащих гены, для которых нет соответствующих генов в Y-хромосоме. Неомологичные гены имеются, по-видимому, и в Y-хромосоме, но их локализация нам не известна.



нием и мужчиной с цветовой слепотой. У всех детей от этого брака цветовое зрение будет нормальным, поскольку все они получают от своей матери по одной X-хромосоме, несущей нормальный ген (рис. 17.10). Представим себе теперь, что все дочери в этой семье выйдут замуж за людей с нормальным цветовым зрением, а все сыновья женятся на женщинах, являющихся носителями гена цветовой слепоты. В следующем поколении (F_2) отношение индивидов с нормальным цветовым зрением к индивидам с цветовой слепотой будет равно 3:1, т.е. будет таким, какого следует ожидать от скрещивания с участием одной пары генов. Однако при этом обнаружится одна особенность: среди детей, страдающих цветовой слепотой, не будет девочек — одни только мальчики! Вообще говоря, девочки тоже могут страдать цветовой слепотой, но для этого они должны получить не только по одной X-хромосоме с геном цветовой слепоты от своих матерей, но еще и по второй такой же хромосоме от своих отцов; поэтому девочки с цветовой слепотой встречаются гораздо реже, чем мальчики. Если какой-нибудь рецессивный признак встречается у одного пола гораздо чаще, чем у другого, то это служит свидетельством того, что данный признак сцеплен с полом.

Гемофилия также определяется рецессивным геном, находящимся в X-хромосоме. У женщины, несущей такой ген, обычно имеется также в другой ее X-хромосоме доминантный нормальный ген, так что фенотипически она здорова — гемофилии у нее нет. Иначе обстоит дело у мужчины — у него нет второй X-хромосомы, которая могла бы нести нормальный ген, у него ген гемофилии экспрессируется. В организме больного гемофилией почти не образуется того белка, который необходим для свертывания крови; такой человек может умереть — буквально истечь кровью — от самого пустякового пореза. Гемофилию в наше время научились контролировать (но не излечивать!), вводя больным так называемый фактор свертывания, выделенный из крови здорового человека. Благодаря этому некоторые мужчины с гемофилией доживают теперь до такого возраста, что могут оставить потомство. Если такой мужчина вступит в брак с женщиной, гетерозиготной по гену гемофилии, то у них может родиться дочь с гемофилией. (Дочь должна для этого унаследовать X-хромосомы с геном гемофилии от обоих родителей. В прошлом больные гемофилией мужчины обычно умирали рано, не успев оставить потомство, поэтому мы и не знаем случаев, когда бы гемофилией болели женщины.)

Известный всему миру пример носителя гемофилии — королева Виктория. Через ее страдавшего гемофилией сына Леопольда и через двух ее дочерей — Алису и Беатрису, являвшихся носительницами гемофилии, эта болезнь проникла в ряд королевских домов Европы, попала в Россию, Пруссию и Испа-

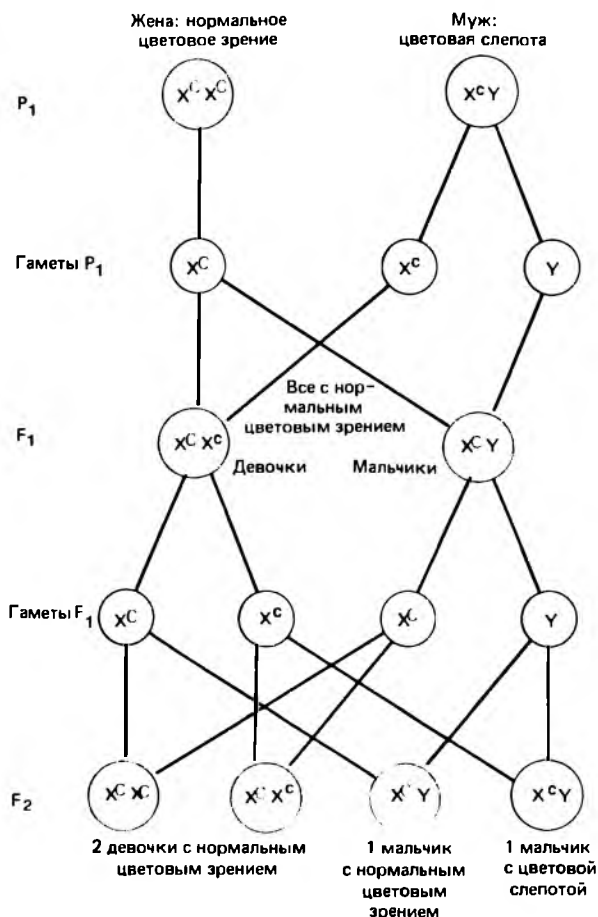


Рис. 17.10. Наследование цветовой слепоты, контролируемой генами, локализованными в X-хромосоме. Все дети от брака женщины, гомозиготной по гену, определяющему нормальное цветовое зрение, и мужчины с цветовой слепотой имеют нормальное цветовое зрение. Если они затем вступают в брак с людьми, имеющими такие же генотипы, как у их сибсов, то у половины родившихся от них мальчиков следует ожидать цветовой слепоты, поскольку они получают от своей матери X-хромосому, несущую дефектный ген. Девочки же, получившие от матери такую хромосому, получают от отца X-хромосому с нормальным геном и будут иметь нормальное цветовое зрение.



Рис. 17.11. Влияние сцепленного с полом гена *orange* на окраску шерсти у кошек. При наличии гена *orange* шерсть имеет рыжую окраску. Ген *non-orange* определяет темную окраску различных оттенков (образование черного пигмента кодируется разными генами, локализованными в аутосомах). Черепаховая окраска (с чередованием рыжих и темных пятен) гетерозиготных кошек обусловлена тем, что инактивация одной из X-хромосом в каждой клетке во время эмбриогенеза носит случайный характер.

нию. Прежде гемофилию называли «королевской болезнью», но ни один из ныне живущих монархов гена гемофилии не унаследовал.

Еще один хорошо известный пример сцепления с полом – ген, определяющий окраску шерсти у кошек. Сцепленный с полом ген *orange*, локализованный в X-хромосоме, обуславливает изменение в метаболизме, при котором определенные промежуточные продукты этого гена вступают на иной метаболический путь, что приводит к образованию не черного, а оранжевого пигмента. Черный пигмент при этом в шерсть не поступает. У кота с геном *orange* в X-хромосоме или кошки с двумя такими генами (в обеих X-хромосомах) шерсть рыжая. При наличии гена *non-orange* образуется черный пигмент, и у кота с таким геном или у гомозиготной по этому гену кошки шерсть темная (серая, коричневая и т. п.). Животное с геном *orange* в одной X-хромосоме и геном *non-orange* в другой бывает пятнистым; такая окраска – с чередованием рыжих и черных пятен – называется черепаховой (рис. 17.11). Почти всегда это кошка, а не кот, потому что в норме только кошки имеют по две X-хромосомы (относительно самцов с лишними X-хромосомами см. табл. 17.2). Черепаховая окраска возникает в результате инактивации одной из X-хромосом и образования телец Барра. Если в какой-либо клетке активной остается хромосома с геном *orange*, то потомки этой клетки образуют рыжее пятно; если же свою функцию сохраняет хромосома с геном *non-orange*, то возникает «черное» пятно. Поскольку инактивация X-хромосом носит случайный характер, черепаховые кошки очень разнообразны по своей окраске.

17.7. Некоторые факторы, влияющие на экспрессию генов

Все гены, которыми обладает данный организм, определяют только его генетический потенциал, т. е. только то, каким он может быть. Иное дело – каким он окажется в действительности. Зародышевое развитие зависит от взаимодействия всех генов во время их экспрессии, иными словами в то время, когда они обеспечивают – или не обеспечивают – образование тех или иных полипептидов и белков. Важнейшую роль в развитии играют также факторы среды. В последние два десятилетия мы несколько раз были свидетелями поистине страшных случаев, когда под влиянием лекарственных препаратов, принимаемых беременными женщинами, нарушалось нормальное развитие плода и рождались уроды или когда дети этих женщин в раннем возрасте заболевали раком (вследствие утраты их организмом контроля над клеточным делением).

Роль половых гормонов заключается главным образом в воздействии на репродуктивную систему и связанные с ней органы, однако эти гормоны могут также влиять на ряд других признаков организма. Гены, степень экспрессии которых определяется уровнем половых гормонов, называются генами, зависимыми от пола. (Обычно, хотя и не всегда, такие гены локализируются в аутосомах.) Бык может, например, нести гены, определяющие высокую молочность, но молока он давать не будет, потому что у него слишком низок уровень женских гормонов. Эти гены делают его, однако, ценным производителем для молочного стада. Точно так же и самцы и самки обладают генетическим потенциалом, необходимым для образования органов, свойственных противоположному полу, но у них в процессе развития образуются органы, характерные для их собственного пола, потому что уровень соответствующих гормонов у них выше. (У самок и у самцов имеются также гормоны, свойственные противоположному полу, но содержание их гораздо ниже.)



Рис. 17.12. Облысение «со лба», типичное для мужчин, представляет собой признак, зависимый от пола. Экспрессия такого гена усиливается под действием мужских половых гормонов.

Ген, определяющий облысение, типичное для мужчин (рис. 17.12), локализован в аутосоме, но его экспрессия зависит от мужских половых гормонов. У мужчин этот ген ведет себя как доминантный ген из-за присутствия мужских половых гормонов; у женщин же он ведет себя как рецессивный ген, так что женщина лысеет в том случае, если у нее имеется две дозы этого гена.

Пол влияет у человека и на такой признак, как *подагра*. При подагре в тканях, главным образом в суставах (чаще всего в области большого пальца стопы), отлагаются соли мочевой кислоты, причиняющие человеку мучительную боль. Ген, ответственный за это заболевание, экспрессируется в присутствии мужских половых гормонов гораздо сильнее, нежели в присутствии женских. В литературе викторианской эпохи подагра фигурирует главным образом как одна из причин частых приступов гнева у капризных старых джентльменов. Считалось, что для облегчения страданий больным надо воздерживаться от жирной и острой пищи и не пить красного вина. Эти ограничения, однако, лишь еще больше портили характер жертв подагры. К счастью, в наше время подагру умеют лечить.

Половые гормоны далеко не единственные факторы, влияющие на фенотипическую экспрессию генов. Многие признаки, контролируемые в основном только одной парой генов, в какой-то мере зависят от влияния продуктов других генов, называемых генами-модификаторами. Долгое время считалось, что цвет глаз у человека определяется одной парой генов, причем карий цвет доминирует над голубым. Теперь мы знаем, что в определении цвета глаз участвуют по меньшей мере также и две пары генов-модификаторов и что у голубоглазых родителей может родиться кареглазый ребенок, хотя это и случается крайне редко.

В разном возрасте организм вырабатывает разные гормоны, так что и возраст тоже играет роль в экспрессии генов. Достаточно вспомнить, например, многие изменения, сопровождающие половое созревание: у мальчиков – «ломку» голоса и рост семенников; у девочек – увеличение молочных желез и появление характерных жировых отложений, придающих женской фигуре свойственную ей округлость; и, наконец, у обоих полов – рост волос в подмышечных впадинах и на лобке.



Рис. 17.13. Признаки организма определяются взаимодействием его генов с факторами среды. Гены у этих проростков одинаковые, сами же проростки выглядят разными, потому что их выращивали в разных условиях (при разной освещенности). (Biophoto Associates.)

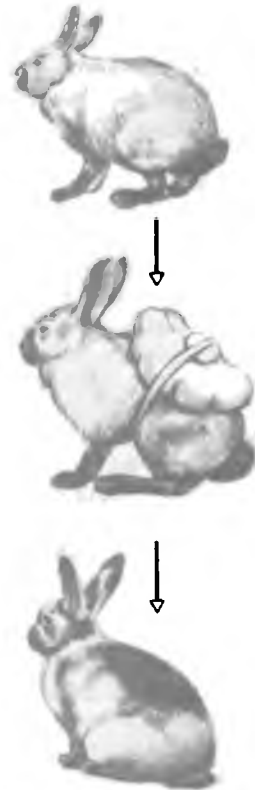


Рис. 17.14. Экспрессия генов окраски шерсти у гималайского кролика зависит от температуры кожи. Черная шерсть вырастает на тех участках тела, где температура кожи ниже 33 °C. Если сбрить шерсть на более теплых участках и закрепить на них на то время, пока не отрастет новая шерсть, пузырь со льдом, то эта новая шерсть будет черной.

На экспрессию генов влияют также факторы внешней среды, а именно пища, свет и температура. Так, плохо питающиеся люди бывают обычно ниже ростом, чем допускают их гены. Сейчас во многих странах молодые люди обогнали в росте своих отцов именно потому, что они с детства питались лучше, чем их родители.

Свет — один из факторов, влияющих на экспрессию генов. Особенно большое влияние он оказывает на развитие растений (рис. 17.13). Человек, подвергающийся в течение некоторого времени действию солнечных лучей, становится от этого более смуглым (некоторые, впрочем, только краснеют!). У многих животных, например у гималайских кроликов или у сиамских кошек, под влиянием температуры изменяется окраска шерсти. Темная шерсть вырастает у этих животных лишь на тех участках тела, где температура кожи достаточно низкая (рис. 17.14). У некоторых рептилий пол данной особи определяется температурой, при которой протекала определенная стадия ее зародышевого развития.

Краткое содержание главы

Гены экспрессируются благодаря тому, что они кодируют синтез определенных полипептидов или белков. Вред, причиняемый мутацией, зависит от того, в какой мере она затрагивает белок, кодируемый данным геном. Некоторые мутации оказываются летальными, т.е. мутировавшие гены вызывают смерть организма, если он не содержит одновременно и нормальную копию того же гена. Большинство известных летальных генов рецессивны и вызывают смерть лишь в гомозиготном состоянии.

В тех случаях, когда затронутый мутацией белок не принадлежит к числу жизненно необходимых, мутация может привести к какому-нибудь метаболическому нарушению, например альбинизму или фенилкетонурии.

В результате мутаций, происходящих в разных участках гена, возникает несколько различных форм одного и того же гена. С такими множественными формами генов связано существование групп крови АВО у человека, а также разнообразие белков, находящихся на поверхности лейкоцитов. Многие признаки организма определяются одновременно несколькими парами генов; для таких полигенных признаков характерен широкий диапазон фенотипической изменчивости.

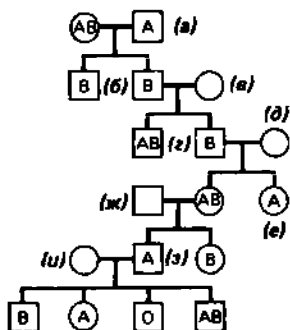
У большинства хорошо знакомых нам организмов пол определяется половыми хромосомами. У человека и почти у всех других млекопитающих женскому полу свойственна комбинация хромосом XX, а мужскому – XY. Гены, локализованные в половых хромосомах, называются сцепленными с полом. Генами, зависимыми от пола, называют гены, которые (как правило) локализованы в аутосомах, но экспрессия которых зависит от половых гормонов.

Фенотип индивидуума определяется набором имеющихся у него генов; влиянием, которое оказывают на эти гены продукты других генов, называемых генами-модификаторами; и, наконец, факторами среды. Гены-модификаторы действуют через посредство ферментов, продуктов ферментативных реакций (например, пигментов или гормонов) и неферментных белков (например, белков клеточной поверхности). К числу факторов среды, влияющих на экспрессию генов, относятся пища, которую потребляет организм, свет и температура.

Проверьте себя

1. Расскажите все, что вы знаете о брахидактилии (см. разд. 17.1) и ответьте на следующие вопросы:
 - а) какова вероятность того, что у двух страдающих брахидактилией супругов родится нормальный ребенок?
 - б) какого соотношения фенотипов следует ожидать у потомков от брака нормальной женщины и страдающего брахидактилией мужчины?
2. Генетик, занимающийся изучением различных генов, определяющих окраску шерсти у мышей, пытался вывести чистые линии мышей каждой из возможных окрасок. В процессе работы он скрещивал между собой желтых мышей на протяжении нескольких поколений и всякий раз обнаруживал в потомстве какую-то долю особей иной окраски.
 - а) какие выводы можно из этого сделать относительно генотипа желтых мышей?

- б) скрещивания в нескольких поколениях дали в общей сложности 184 особи с желтой шерстью и 95 особей иной окраски; что можно сказать о природе гена желтой окраски на основании этих результатов?
- в) почему ни разу не удалось получить гомозиготную желтую мышь?
- г) что случилось с гомозиготным желтым потомством? Как можно это доказать?
3. Ниже приведена родословная по группам крови для нескольких поколений людей. Кругами обозначены женщины, квадратами – мужчины. Браки показаны горизонтальными линиями, связывающими двух индивидуумов, а связи между родителями и детьми – вертикальными линиями, отходящими от линии, обозначающей брак. Например, б и в – супружеская пара, а z – их сын (один из двух). Укажите возможный генотип (генотипы) каждого индивидуума, обозначенного здесь строчной курсивной буквой в скобках.



4. Женщина с группой крови В возбудила дело о взыскании алиментов против мистера М с группой крови О, утверждая, что он отец ее ребенка. Ребенок имеет группу крови О. Какое решение должен вынести суд?
5. Каким будет ожидаемое отношение генотипов у детей женщины, отец которой страдал гемофилией, если ее муж здоровый?
6. В каком случае у больного гемофилией может родиться сын-гемофилик?
7. Цветовая слепота у человека – сцепленный с полом рецессивный признак.
- Каковы вероятные генотипы родителей, если у всех дочерей в большой семье зрение нормальное, а все сыновья страдают цветовой слепотой?
 - Если женщина с нормальным зрением, отец которой страдал цветовой слепотой, выходит замуж за человека с тем же генетическим дефектом, то какова вероятность того, что их сын также будет страдать цветовой слепотой?
 - Какова вероятность рождения дочери с цветовой слепотой в браке, указанном в пункте (б)?
8. Если среди представителей какого-либо вида млекопитающих есть особи, несущие сцепленный с полом летальный ген, вызы-

вающий гибель и рассасывание зародыша на ранних стадиях развития, то какого отношения полов следует ожидать среди потомков нормального самца и самки, несущей этот ген?

9. Часто говорят, что мужчины наследуют склонность к облысению от своей бабушки с материнской стороны через свою мать. В свете того, что вам теперь известно об этом признаке, можно ли считать такое утверждение правильным? Дайте полный ответ.

Вопросы для обсуждения

1. Одна из проблем генетического консультирования заключается в том, что люди, являющиеся носителями тех или иных генетических болезней, например гемофилии, болезни Тея–Сакса, серповидноклеточной анемии или фенилкетонурии, узнав об этом, могут решить, что на них лежит какое-то ужасное пятно. Известны случаи, когда мужчины отказывались признавать детей своими и расторгали брак, обвиняя жену в неверности, после того как им сообщали, что их ребенок унаследовал тот или иной вредный рецессивный ген от обоих родителей. Если бы генетические консультации пришлось проводить вам, какие аргументы избрали бы вы для того, чтобы вызвать у человека, которому предстоит подобное открытие, более разумный и конструктивный подход к таким вещам?
2. Как видно из табл. 17.2, у некоторых людей клетки содержат только одну X-хромосому, но людей, обладающих только Y-хромосомой, не существует. В чем, по вашему мнению, причина этого?
3. Время от времени в газеты приходят письма от женщин с жалобами на упреки, которые им приходится терпеть от своих мужей и родственников за то, что вместо сыновей у них рождаются дочери. Справедливы ли такие упреки? Если нет, то почему?
4. Назовите какие-нибудь факторы, способные влиять на экспрессию генов (помимо перечисленных в данной главе).

Очерк. Генетическое консультирование и амниоцентез

От генетических болезней тяжело страдают не только жертвы этих болезней, но и их семьи. Родителей мучает иногда чувство вины, которое толкает их к алкоголю, к наркотикам и доводит до развода. Уход за больным ребенком поглощает время, энергию и средства, лишая порой других детей нормальной домашней обстановки.

Генетические консультации могут помочь супругам определить, насколько велик риск рождения у них больного ребенка. Этот риск возрастает, если у них самих или у кого-нибудь из их родственников уже имеется такой ребенок. Анализ крови позволяет в настоящее время определить такие генетические аномалии, как болезнь Тея–Сакса или серповидноклеточная анемия.

Некоторые генетические аномалии обуславливаются не наличием мутантных генов, а нарушениями поведения хромосом во время мейоза. Один из наиболее известных примеров такого рода хромосомных аномалий у человека – синдром Дауна. Причиной его является обычно нерасхождение 21-й или 22-й пары хромосом при мейозе (рис. 17.15). Индивидуумов с болезнью Дауна

Рис. 17.15. Выявление хромосомных аномалий в клетках. А. Реплицировавшиеся хромосомы, окрашенные и выделенные из клетки, в которой началось деление. Б. Те же хромосомы, выстроенные в обычном порядке, с тем чтобы можно было обнаружить наличие сверхкомплектных хромосом или нехватки отдельных хромосом. Здесь показан набор хромосом из клетки здорового мужчины. (Обратите внимание на Y-хромосому в правом нижнем углу.) (Carolina Biological Supply Company.)



отличает ряд характерных признаков: умственная отсталость, наличие кожной складки у угла глаз, коренастое телосложение и жизнерадостность. Риск рождения ребенка с болезнью Дауна для женщин старше 35 лет в 10 раз больше, чем для 25-летних женщин. Возможно, это связано с возрастными изменениями яйцеклеток. В организме девочки уже при рождении содержатся все яйцеклетки, которые она способна образовать, но мейоз в них не завершается до тех пор, пока при оплодотворении в яйцеклетку не проникнет сперматозоид.

Нерасхождение половых хромосом в процессе мейоза приводит к тем аномалиям, которые перечислены в табл. 17.2. Некоторым из них сопутствуют умственная отсталость или стерильность.

В настоящее время мы располагаем методикой амниоцентеза, которая дает возможность обнаруживать аномальное число хромосом у плода на 16-й неделе беременности. Для этого берут пробу околоплодной жидкости путем пункции плодного пузыря. В околоплодной жидкости находятся клетки, слущивающиеся с кожи плода или со стенок верхних дыхательных путей. Эти клетки исследуют, чтобы выявить, нет ли в них хромосомных аномалий. Их можно также выращивать в культуре, что позволяет выявлять и определенные нарушения метаболизма.

Недавно ряду исследователей удалось добиться снижения частоты некоторых наследственных заболеваний у лабораторных животных путем соответствующих воздействий на беременных самок. Это позволяет надеяться, что со временем мы научимся обнаруживать и лечить некоторые генетические болезни человека еще на стадии плода.

Часть четвертая

Растения

Глава 18

Строение и функции растений

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Перечислить функции стеблей и листьев.
2. Сделать набросок листа или описать его строение и объяснить, какую роль каждая из его частей играет в фотосинтезе.
3. Перечислить четыре функции корней и сравнить преимущества и недостатки мочковатых и стержневых корней при выполнении этих функций.
4. Перечислить компоненты хорошей почвы и объяснить значение каждого из них для растений.
5. Назвать два типа проводящей ткани растения, описать их локализацию (или сделать соответствующие схематические рисунки) и точно определить функции каждой из них.
6. Назвать и кратко объяснить два механизма передвижения ксилемного сока вверх по растению.
7. Объяснить, как происходит перемещение веществ по флоэме и чем определяется его направление.

Представьте себе, что в течение всей вашей жизни нижняя половина вашего тела была бы погружена в сырую землю, а верхняя днем грелась бы на солнышке, а по ночам мерзла и склонялась под порывами ветра. Никуда не надо ходить. Ничего не надо делать – только жить и расти. Даже самому отпетому лентяю такая жизнь показалась бы невыносимой, а между тем для большинства растений это единственный способ существования.

Растения – фотосинтезирующие организмы. Это означает, что они используют солнечную энергию и простые неорганические соединения для создания необходимых им питательных веществ. Если растение получает достаточно света, воды и минеральных солей из почвы и двуокиси углерода из воздуха, то оно способно создавать все сложные химические соединения, необходимые ему для поддержания своего существования. В этой главе мы рассмотрим строение цветкового растения и те его особенности, которые делают возможным такой «фотосинтетический» образ жизни. Многое из того, что будет здесь сказано, относится не только к цветковым, но и к другим растениям, таким, как плауны, папоротники и голосеменные (разд. 3.1).

Типичное цветковое растение имеет *корень*, который поглощает из почвы воду и минеральные соли, и *побег*, который состоит из одного или более стеблей, несущих листья, а в ряде случаев и репродуктивные структуры – цветки, плоды и семена.

18.1. Форма растений

Листья. У большинства растений функция улавливания солнечной энергии ложится в основном на листья. Внимательно присмотревшись к растению, можно заметить, что его листья расположены таким образом, чтобы на них падало как можно больше света (рис. 18.1). Чаще всего листья бывают широкими и плоскими; благодаря такой их форме к солнцу обращена достаточно большая поверхность при минимальном весе, что облегчает поддержание листьев в пространстве.

Падающий на лист солнечный свет гарантирует растению получение энергии, необходимой для фотосинтеза, однако одновременно он подвергает его риску высыхания: под действием солнечного тепла вода легко превращается в пар, который может затем рассеиваться с поверхности листа в окружающую атмосферу. Клетки, образующие наружный слой листа – *эпидермис* – покрыты восковой *кутикулой*, уменьшающей испарение воды (рис. 18.2). Характерный блеск листьев многих комнатных растений обусловлен наличием у них особенно плотной кутикулы.

Кутикула позволяет разрешить одну проблему, но создает другую: она непроницаема не только для водяных паров, но также для двуокиси углерода и для кислорода, которые растение должно получать из атмосферы. Если срезать с нижней поверхности листа эпидермис и рассматривать его в микроскоп, то можно увидеть, что лист пронизан крошечными порами, известными под названием *устьиц*. Каждое устьице ограничено с двух сторон *закрывающимися клетками*, похожими на губы (рис. 18.2). Эти клетки, изменяя свою форму и размеры, регулируют величину устьища. Изменения, при которых устьища раскрываются, происходят при снижении уровня двуокиси углерода в закрывающих клетках. Обычно это происходит днем, когда двуокись углерода рас-



Рис. 18.1. Листья растения расположены таким образом, что они почти не затеняют друг друга и поэтому могут поглощать свет с максимальной эффективностью. (W. Atlee Burpee Co.)



Рис. 18.2. Поверхность листа покрыта восковой водонепроницаемой кутикулой. В середине видна устьичная щель, ограниченная двумя замыкающими клетками, похожими на губы. Замыкающие клетки открывают и закрывают устьице, регулируя таким образом обмен водяного пара и других газов между листом и атмосферой. (Biophoto Associates.)



Рис. 18.3. Поперечный разрез листа. А. Фотография, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Б. Схематический рисунок, помогающий интерпретировать часть А. (Biophoto Associates.)



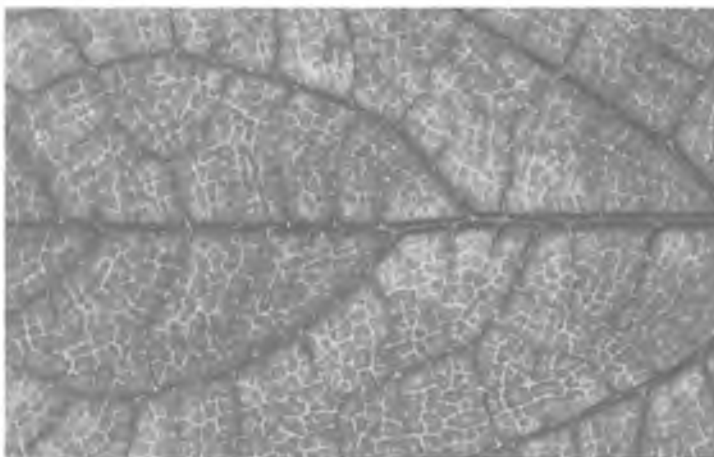


Рис. 18.4. Густая сеть жилок, образованных проводящими пучками, пронизывает весь лист, снабжая клетки водой и обеспечивая отток питательных веществ к другим частям растения. (William Camp.)

ходуется на процесс фотосинтеза, но если искусственно понизить содержание двуокиси углерода в среде, то устьица могут раскрыться и в темноте. В замыкающих клетках в отличие от других клеток эпидермиса имеются хлоропласты. Это дает им возможность поглощать солнечную энергию и использовать ее, чтобы производить изменения, приводящие к открыванию устьиц. Если листья теряют слишком много воды, то начинается быстрая секреция особого гормона, вызывающего в замыкающих клетках изменения, которые приводят к закрытию устьиц.

Интересные данные получены при изучении листьев клена, собранных в разных районах Монреаля. Оказалось, что чем больше загрязнен воздух, тем меньше число устьиц на данную площадь поверхности листьев: у листьев, собранных с деревьев, растущих в пригородах, где воздух относительно чистый, на единицу поверхности листа приходится в 10 раз больше устьиц, чем у листьев из сильно загрязненных промышленных районов.

Устьица ведут в имеющиеся в листе воздушные полости, что дает возможность двуокиси углерода поступать в окружающие эти полости фотосинтезирующие клетки. Внутренняя ткань листа – *мезофилл* – состоит из клеток двух типов, содержащих большую часть хлоропластов – органелл, в которых осуществляется фотосинтез (рис. 18.3). Мезофилл пронизан жилками, создающими опорный каркас листа (рис. 18.4). Жилки состоят из *проводящей ткани*, специализированной для выполнения транспортных функций. Существуют два типа проводящей ткани: *ксилема*, поставляющая в лист воду и несущая также опорную функцию, и *флоэма*, по которой образующиеся в листе питательные вещества переносятся в другие части растения. Каждая жилка листа состоит как из ксилемы, так и из флоэмы, и проводящая ткань жилок продолжается в стебли и в корни.

Таким образом, лист с его проводящей тканью, поставляющей воду, устьицами и воздушными полостями, через которые в лист поступает двуокись углерода, большой площадью поверхности, поглощающей солнечный свет, кутикулой, препятствующей испарению воды, и, что самое важное, с клетками

мезофилла, заполненными хлоропластами, хорошо приспособлен для осуществления процесса фотосинтеза.

Следует помнить, что клетки листьев, как и все другие живые растительные клетки, должны дышать, и для этого им необходим кислород. В течение дня при фотосинтезе образуется больше кислорода, чем необходимо для дыхания, однако растение дышит и ночью, когда образования O_2 не происходит. Через устьица и воздушные полости между листом и атмосферой происходит обмен двуокисью углерода, кислородом, а также водяными парами. Устьица имеются не только на поверхности листьев, но и в молодых стеблях и в некоторых частях цветка.

Стебель. Стебель растения выполняет много различных функций. Прежде всего он несет на себе листья, подставляя их солнцу. Для выполнения этой функции хорошо приспособлена прочная проводящая ткань стебля. Древесина, например, целиком состоит из ксилемы (см. разд. 19.4). В мягких стеблях травянистых растений проводящая ткань собрана в пучки, причем каждый пучок содержит и ксилему и флоэму (рис. 18.5). Важное значение для выполнения стеблем его опорной функции имеет также содержание воды в других его клетках: вспомните, как поникает цветок, когда его стебель теряет воду и увядает.

Стебли служат также для транспорта различных соединений в листья и из них, и эту функцию опять-таки выполняет проводящая ткань. Проводящая ткань стебля переходит в проводящую ткань корней и листьев, образуя центральный участок пути, соединяющего верхушку побега с кончиком корня; по этому пути вода перемещается вверх, а ассимиляты — вниз, а также разносятся по всем другим частям растения.

Стебли могут выполнять и другие функции. Так, у многих травянистых растений стебли зеленые, и в них протекает процесс фотосинтеза. Стебли как-туса запасают воду и в то же время фотосинтезируют. В подземных стеблях, например, у всем известного картофеля, запасаются и сберегаются от поедания травоядными животными питательные вещества.

Молодые стебли, так же как и листья, защищены от высыхания кутикулой, пронизанной устьицами. Утолщение стебля может привести к разрыву эпидермиса и замещению его толстой защитной корой.

Подземная часть растения. Мы видим не все растение, и если листья тянутся к свету и воздуху, то корни углубляются в почву, выполняя свои собственные задачи. Главные из этих задач — поглощение воды и минеральных веществ, необходимых фотосинтезирующим листьям, а также закрепление в почве самого растения.

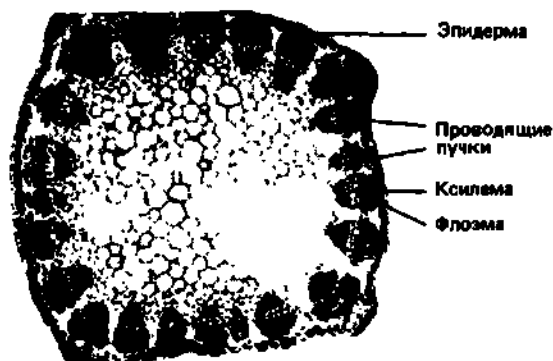


Рис. 18.5. Поперечный срез стебля люцерны. Проводящие пучки, по которым происходит транспорт веществ между корнями и листьями, образуют кольцо по периферии стебля. Толстые стенки клеток проводящей ткани обеспечивают прочность стебля. Дополнительную опору создает тургорное давление в более крупных клетках с более тонкими стенками. (Carolina Biological Supply Company.)



Рис. 18.6. Два типа корневой системы. А. Корневая система стержневого типа у проростка дуба: от одного длинного стержневого корня отходит много боковых корней меньшего разме-

ра. Б. Корневая система мочковатого типа у фиалки: многочисленные корни примерно одинаковой длины и толщины отходят от подземной части стебля.

Первичный корень образуется при прорастании семени, и у некоторых растений навсегда остается самым длинным и самым заметным в корневой системе; от него обычно отходят небольшие тонкие боковые корни. Такой корень называется *стержневым* (рис. 18.6, А). Стержневой корень служит превосходной опорой; а поскольку питательные вещества, транспортируемые от верхушки растения вниз, попадают главным образом в корень, он служит также идеальным по своему расположению запасным органом. Многие знакомые нам овощи – морковь, свекла, турнепс, редис – представляют собой стержневые корни такого типа.

Однако у большинства растений первичный корень дает ответвления, быстро обгоняющие его в росте, или же корни вырастают из основания стебля, образуя мочковатую корневую систему, в которой нет выраженного главного корня (рис. 18.6, Б). Мочковатая корневая система, разрастаясь, дает возможность растению поглощать воду и минеральные вещества из большого объема почвы. У древесных растений разрастаящаяся вширь корневая система способствует, кроме того, созданию устойчивости. У многих древесных растений проростки имеют в начале жизни стержневые корни, однако со временем у них развиваются сильно разветвленные корневые системы; поэтому нельзя представлять себе сосну или дуб как некую гигантскую морковку.

Воду и минеральные вещества поглощают из почвы тонкие молодые корни, а точнее те их части, которые расположены вблизи кончика корня. У молодых корней нет водонепроницаемой кутикулы, и почвенный раствор – вода и растворенные в ней минеральные вещества – свободно поступает в корень, проникая через кору в межклеточные пространства (рис. 18.7). Живые клетки коры образуют обширную поверхность, соприкасающуюся с окружающим почвенным раствором. Эти клетки поглощают воду и минеральные вещества и передают их к центру корня через *плазмодесмы* – цитоплазматические мостики, соединяющие соседние клетки (рис. 18.8). В конечном итоге вода и минеральные вещества поступают в ксилему, расположенную в центре корня, а от туда переносятся в остальные части растения. У более старых крупных корней, расположенных ближе к основанию стебля или стволу дерева, покровы такие толстые, что они неспособны к поглощению и лишь транспорти-

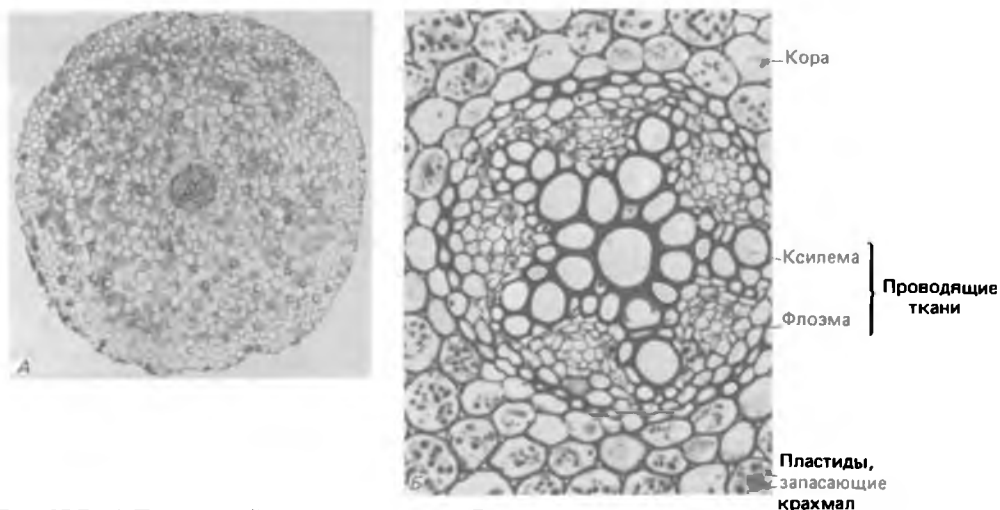


Рис. 18.7. А. Поперечный срез корня лютика. Б. Центральная часть среза, изображенного на рис. А, при большем увеличении.

руют воду и минеральные вещества, поглощаемые более мелкими корнями. Так как больше всего воды и минеральных веществ поглощают участки, находящиеся у кончиков корней, то пересаживать куст или дерево следует с большим комом земли.

В молодых поглощающих зонах у некоторых эпидермальных клеток корней имеются выросты, называемые *корневыми волосками*. Корневые волоски увеличивают поглощающую поверхность корня; считается, однако, что более важная их роль состоит в закреплении корня в почве.

Корни – не единственная часть растения, находящаяся под землей. Как уже упоминалось, в подземных стеблях могут запасаться питательные вещества (например, у картофеля, цикламенов, ирисов); кроме того, эти стебли могут разрастаться вширь и выбрасывать на некотором расстоянии новые побеги (многие виды сорняков). У лука и других луковичных под землей находится укороченный побег с запасными питательными веществами листьев. У земляного ореха (арахис), после того как цветки увянут, гинофор внедряется в землю и бобы с семенами образуются уже в почве (рис. 18.9).

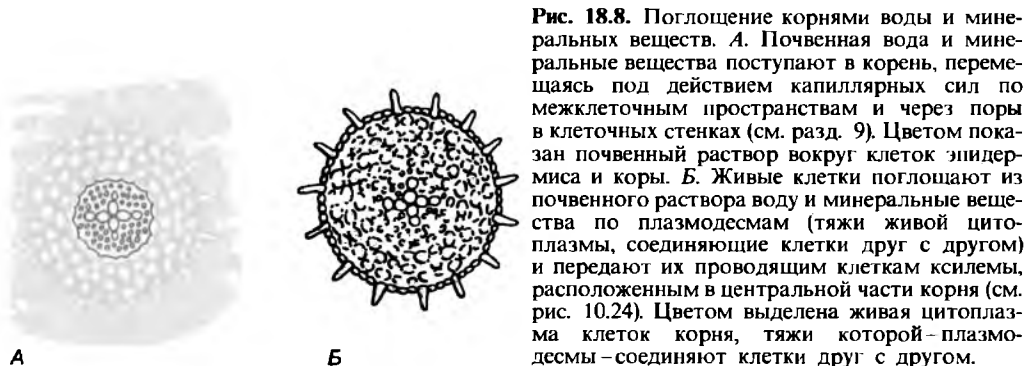


Рис. 18.8. Поглощение корнями воды и минеральных веществ. А. Почвенная вода и минеральные вещества поступают в корень, перемещаясь под действием капиллярных сил по межклеточным пространствам и через поры в клеточных стенках (см. разд. 9). Цветом показан почвенный раствор вокруг клеток эпидермиса и коры. Б. Живые клетки поглощают из почвенного раствора воду и минеральные вещества по плазмодесмам (тяжи живой цитоплазмы, соединяющие клетки друг с другом) и передают их проводящим клеткам ксилемы, расположенным в центральной части корня (см. рис. 10.24). Цветом выделена живая цитоплазма клеток корня, тяжи которой – плазмодесмы – соединяют клетки друг с другом.

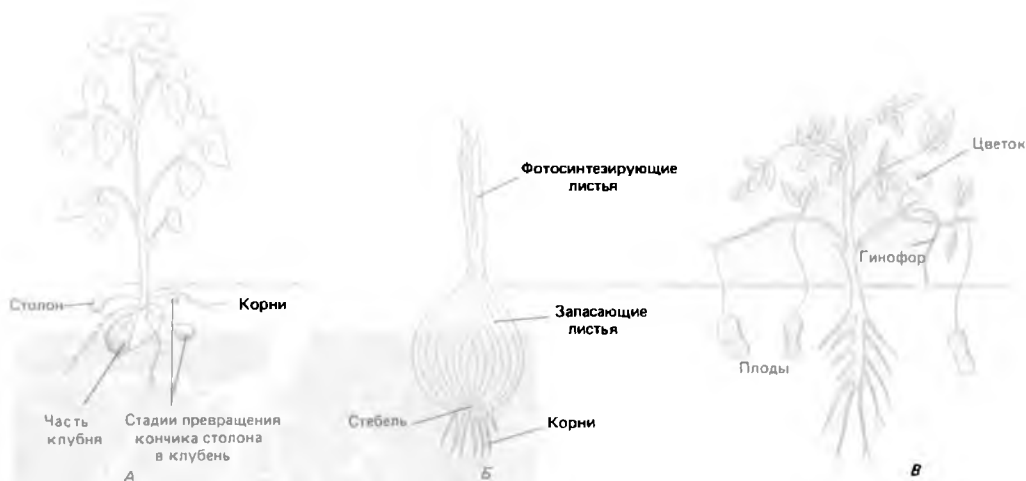


Рис. 18.9. Подземные органы растений (кроме корней). А. Клубень картофеля представляет собой подземный запасающий стебель. Растения картофеля можно выращивать из частей клубня, в каждом из которых имеется «глазок» (почка). Почка прорастает, образуя стебель и листья. Запасные питательные вещества откладываются в видоизмененных подземных стеблях – столонах – кончики которых набухают и образуют клубни. Б. Луковица состоит из ви-

доизмененных мясистых листьев, содержащих питательные вещества; она формируется под землей у основания зеленых фотосинтезирующих листьев. В. Цветки растения арахиса вначале находятся над землей, но после опадения лепестков их пестик вытягивается, образуя гинофор, который внедряется в рыхлую песчаную почву; здесь он разрастается и образует плоды арахиса, содержащие богатые питательными веществами семена.

18.2. Корни и почва

Состояние растения в значительной степени зависит от почвы, окружающей его корни. Почва состоит главным образом из твердых частиц, образующихся по мере разрушения нижележащей материнской породы. Содержание в почве минеральных веществ определяется типом материнской породы.

Решающим фактором для благополучия растения является, конечно, содержание в почве воды. Почва может удерживать воду на поверхности каждой своей частицы, а также в своих порах. Чем мельче частицы почвы, тем больше они могут удерживать воды, так как при этом суммарная площадь поверхности частиц и число пор больше, чем в равном объеме более крупных частиц (рис. 18.10). Глинистые почвы, состоящие из частиц наименьшего размера, удерживают воду так прочно, что растения могут использовать лишь незначительную ее часть. В отличие от этого песчаные почвы с их крупными частицами нередко отдают воду слишком легко и поэтому для большей части растений оказываются слишком сухими. Наилучшими считаются почвы, состоящие из частиц разного размера. Ливневые дожди уменьшают способность почвы удерживать воду, так как они уносят из нее ценные минеральные вещества – процесс, называемый *вымыванием*.

Органическое вещество представляет собой ценный компонент почвы. Навоз, мертвые листья, древесная труха действуют подобно губке: во время дождей они разбухают, впитывая воду, а затем медленно ее отдают. Сжатие и разбухание органических частиц способствуют также разрыхлению почвы, облегчая проникновение в нее корней. Органическое вещество, находящееся на

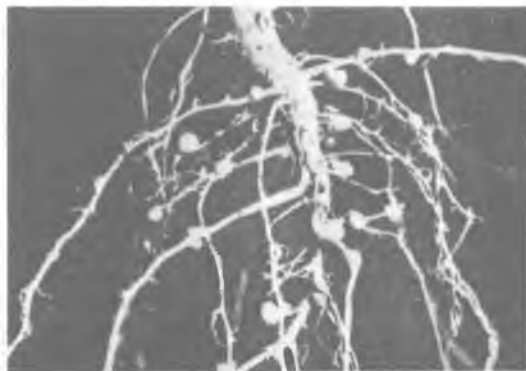
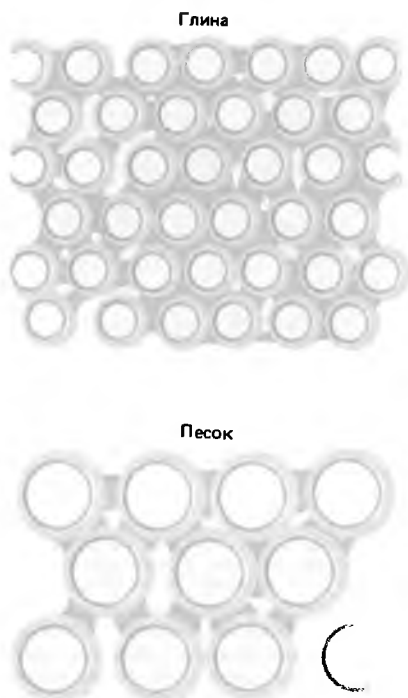


Рис. 18.10. Удерживание воды глинистыми и песчаными почвами. Более светлым тоном показана вода, удерживаемая на поверхности почвенных частиц в виде пленки. Более темным тоном показана вода, удерживаемая капиллярными силами (разд. 9.5) в почвенных порах. Более мелкие поры удерживают воду сильнее, чем более крупные.

Рис. 18.11. Клубеньки на корнях вигны. (Carolina Biological Supply Company.)

поверхности почвы (мульча), защищает ее от солнца, замедляя испарение воды в атмосферу.

Следует ли считать, что органические удобрения превосходят минеральные удобрения? Дело в том, что растения могут поглощать питательные вещества только в виде определенных химических соединений, и именно из таких соединений обычно состоят минеральные удобрения. Поэтому минеральные удобрения растения могут поглощать непосредственно, тогда как органические соединения должны быть предварительно переработаны микроорганизмами, и лишь после этого растения могут их использовать. Веских оснований для утверждения о превосходстве органических удобрений в качестве источника питательных веществ, вероятно, нет, однако они, несомненно, необходимы для улучшения состояния почвы, так же как и минеральные удобрения. Кроме того, высвобождение минеральных веществ из органического материала идет медленно, обеспечивая растению непрерывный источник питания. Что же касается минеральных удобрений, то некоторые их компоненты при различных воздействиях легко вымываются из почвы.

Важную роль в почве играют почвенные организмы, так как они разлагают органические вещества, переводя их в неорганическую форму. У расте-



Рис. 18.12. Проростки подсолнечника, выращивавшиеся в течение 4 недель в питательных растворах разного состава. *А.* На среде, не содержащей азота, растение плохо растет. *Б.* Недостаток железа вызывает хлороз — уменьшение содержания хлорофилла. Листья при этом становятся светлее, и фотосинтез ослабевает, и соответственно замедляется рост. *В.* Недостаток микроэлементов, т. е. минеральных веществ, необходимых растению в очень малых количествах, приводит к укорочению междоузлий — участков стебля между точками прикрепления листьев. *Г.* На среде, содержащей все необходимые питательные вещества, наблюдается нормальный рост. (Carolyn Eberhard.)

ний семейства бобовых (горох, бобы, клевер, люцерна, вика, земляной орех, некоторые древесные растения) на корнях развиваются клубеньки, в которых обитают азотфиксирующие бактерии (рис. 18.11). Эти бактерии связывают атмосферный азот (N_2), не усваиваемый растениями, с образованием аммония (NH_4^+), который растения используют для синтеза аминокислот, служащих «блоками» при построении белков. Поскольку бобовые повышают содержание в почве связанного азота, их вводят в севообороты сельскохозяйственных культур.

Многие почвенные грибы растут вблизи от корневой системы или даже просто в корнях, образуя с ними взаимопольное сообщество. Грибы обла-

дают повышенной способностью к поглощению из почвенного раствора минеральных веществ, часть которых они передают корням; те в свою очередь выделяют молекулы различных органических веществ, которые грибы используют в качестве пищи. В основе минерального питания многих знакомых нам лесных деревьев лежат подобные ассоциации с почвенными грибами. Так, например, высаженные в Пуэрто-Рико и Австралии проростки сосны росли очень плохо до тех пор, пока в местные почвы не были внесены добавки в виде содержащих грибы почв из североамериканских лесов, где эта сосна растет очень хорошо.

Большое значение имеет также содержание в почве кислорода, так как большинству живых тканей, и в том числе корням растений, кислород необходим для дыхания. Насыщенные водой почвы бедны кислородом. Дождевые черви и насекомые, прорывая в земле ходы, разрыхляют ее и облегчают проникновение в нее кислорода.

Растворенные в почвенной воде минеральные вещества достигают клеток корня. Мембраны этих клеток обладают избирательной проницаемостью, пропуская через себя одни соединения быстрее, чем другие. Существуют специальные транспортные механизмы, облегчающие корням поглощение таких элементов минерального питания, как азот, фосфор, калий и сера (рис. 18.12). В наибольших количествах растению требуются азот, фосфор и калий. Готовые удобрения оценивают по содержанию в них каждого из этих элементов: так, например, «5–10–5» означает, что удобрение содержит 5% азота, 10% фосфора и 5% калия (по весу). Растению необходимы также значительные количества кальция и магния, и обычно содержание в почве этих элементов бывает недостаточным. Железо и такие микроэлементы, как цинк и медь, требуются растению в меньших количествах.

Содержащиеся в почве минеральные вещества не всегда доступны растению. Как минеральные, так и почвенные частицы несут электрические заряды. Частицы почвы, несущие отрицательный заряд, часто связывают те или иные положительно заряженные элементы минерального питания (например, железо) так прочно, что они становятся нерастворимыми, т.е. недоступными для растений. На растворимость минеральных веществ, а тем самым и на питание растений влияет также кислотность почвы. Одним растениям необходимы кислые почвы, другие лучше растут на щелочной почве.

Хотя растение и обладает избирательностью в отношении поглощаемых соединений, это не может полностью исключить проникновение в него веществ, ненужных или даже токсичных для живых организмов. Это создает трудности при попытках использовать в качестве удобрения богатый питательными веществами осадок с установок по обработке сточных вод, так как растения наряду с питательными веществами поглощают и загрязняющие примеси. Сточные воды промышленных городов часто содержат высокий уровень таких токсичных элементов, как селен, сурьма, кадмий и олово. Если использовать такие сточные воды для удобрения почвы, то содержание токсичных веществ в растениях может оказаться столь высоким, что их потребление человеком станет опасным.

18.3. Транспорт веществ в растении

Корни растения поглощают воду и минеральные вещества, но, находясь под землей, т.е. в темноте, они не могут полностью обеспечить себя всем необходимым. Корни снабжают растение водой и минеральными веществами,

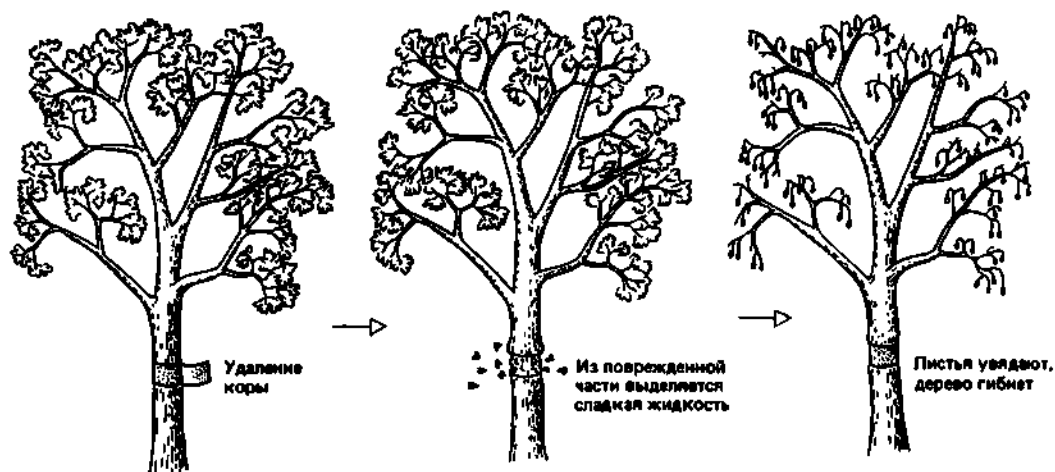


Рис. 18.13. Эксперимент с кольцеванием, поставленный Мальпиги.

а листья в свою очередь обеспечивают корни продуктами фотосинтеза. Такое «разделение труда» возможно благодаря наличию у растений проводящей ткани – транспортной системы, соединяющей различные части растения и обеспечивающей перенос различных веществ от одних его частей к другим.

Два типа проводящей ткани растения – ксилема и флоэма – расположены обычно очень близко друг к другу. Так, древесина дерева представляет собой ксилему, а ее флоэма расположена непосредственно под корой; если снять с дерева кору, то примыкающая к ней флоэма также отделяется от древесины. В 1679 г. итальянский ученый Марчелло Мальпиги (Marcello Malpighi) поставил эксперимент, продемонстрировавший функции этих двух тканей. Мальпиги удалял с дерева кольцо коры (эта процедура носит название кольцевания) и таким образом, нарушая непрерывность флоэмы, оставлял нетронутой ксилему. После этой процедуры над оголенным участком наблюдалось разрастание коры, из которого выделялась жидкость, сладкая на вкус (теперь мы знаем, что она содержит сахар). В течение многих дней листья казались бы, не испытывали никакого неблагоприятного воздействия. Однако постепенно они начинали увядать и отмирать, а вскоре погибало и все дерево (рис. 18.13).

Из этих наблюдений Мальпиги сделал вывод, что по флоэме к корням транспортируются питательные вещества, такие, как сахар, который содержится в эксудате из коры. (Теперь мы знаем, что по флоэме питательные вещества из листьев или запасующих тканей транспортируются также к верхушке растения – к растущим листьям, стеблям, цветкам или плодам.) Отрезанные от источника поступления питательных веществ корни используют собственные запасы этих веществ, а затем гибнут. Из того факта, что листья некоторое время могут нормально функционировать, Мальпиги заключил, что по ксилеме в них поступает вода. Это подтверждалось и тем, что отделенные от растения листья, если их не помещали в воду, увядали в течение нескольких часов.

По ксилеме транспортируется вода с растворенными в ней минеральными веществами; этот раствор носит название *ксилемного сока*. Но как может такой раствор подниматься от корней к листьям при том, что высота некоторых

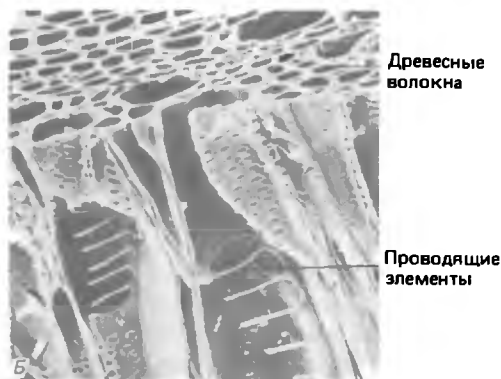
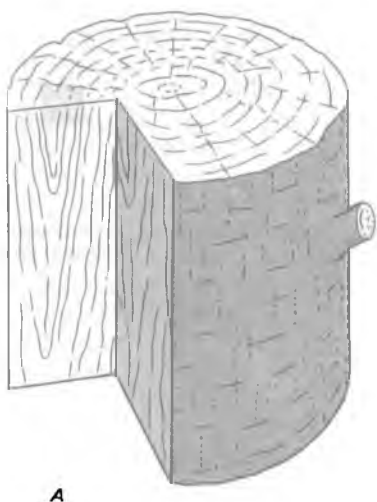


Рис. 18.14. Древесина. А. Кусок орешины, из которого выпилили маленький кубик (голубой квадрат). Б. Фотография выпиленного кусочка, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Ксилемный сок движется по проводящим сосудам, которые, располагаясь один над другим, образуют «трубопровод», тянувшийся от корней к листьям. Древесные волокна несут опорную функцию; по ним ксилемный сок не движется. (B – Biophoto Associates.)

деревьев достигает почти 100 м? Это ставило в тупик, особенно в свете наблюдений Мальпиги и других микроскопистов, обнаруживших, что ксилема состоит из множества тоненьких мертвых и пустых трубок, тянувшихся от одного конца дерева к другому (рис. 18.14).

Как ксилемный сок может преодолевать такой длинный путь? У некоторых растений ксилемный сок поднимается вверх под действием корневого давления. Это можно продемонстрировать, срезав растение и надев на пенек стеклянную трубку (рис. 18.15); ксилемный сок поднимается по этой трубке иногда на высоту 30 см и более. Для этого корням необходимо хорошее снабжение кислородом, поскольку активный транспорт минеральных веществ вверх по стеблю требует затрат энергии, а вместе с транспортируемыми веществами в силу осмоса быстро поступает в ксилему и вода. Чем больше воды поступает снизу, тем на большую высоту поднимается ксилемный сок (рис. 18.16).

Однако не все растения способны развивать корневое давление, а кроме того, многие растения достигают гораздо большей высоты, чем та, на которую может подняться ксилемный сок под действием этого давления. Рассмотрим другой механизм, позволяющий соку подниматься к верхушкам высоких деревьев.

В 1724 г. английский священник Стефан Хейлз (Stephen Hales) показал, что ксилемный сок может подниматься вверх по растению благодаря процессу транспирации, т.е. испарению воды с поверхности листьев. Хейлз срезал с дерева ветки с примерно одинаковым числом листьев, удалял с каждой из них разное число листьев и помещал ветки в сосуды с измеренным объемом воды. Оказалось, что ветки с листьями поглощали гораздо больше воды, чем ветки без листьев. Более того, количество поглощенной воды было примерно пропорционально общей площади листовой поверхности на каждой ветке

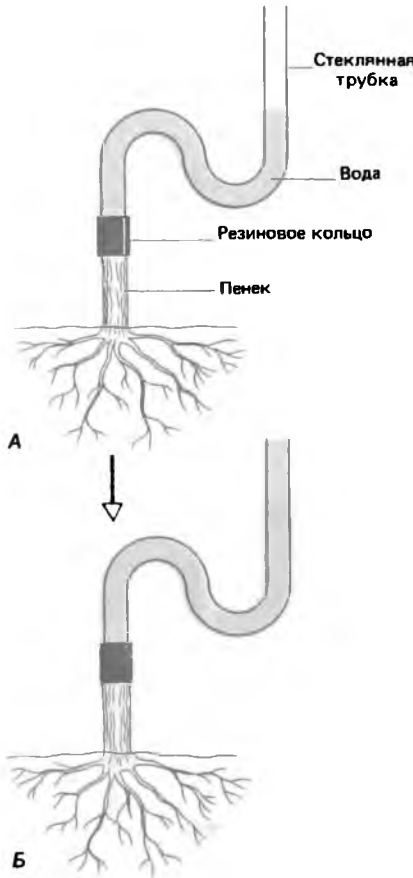


Рис. 18.15. Опыт, демонстрирующий корневое давление. А. Изогнутая стеклянная трубка прикреплена к пеньку свежевырезанного растения и заполнена водой. Б. Ксилемный сок, поступающий в трубку из корней, повышает уровень воды в трубке до тех пор, пока корневое давление не становится равным гидростатическому давлению, измеряемому по высоте столба воды в трубке; о величине корневого давления судят по конечной высоте столба воды в трубке.



Рис. 18.16. У небольших растений корневое давление может вызывать гуттацию – выделение капелек ксилемного сока по краю листа. (Biophoto Associates.)

(рис. 18.17). Хейлз сделал вывод, что ксилемный сок перемещается вверх по растению именно в результате активной деятельности листьев.

В другом эксперименте предприимчивый Хейлз выкопал рядом с деревом груши глубокую яму, обнажив один из его корней. Он присоединял к корню трубку с водой, опущенную в сосуд с ртутью, и измерял сосущую силу корня (рис. 18.18). В солнечные сухие дни корень поглощал воду более активно, чем в облачные или пасмурные, а ночью сосущая сила ослабевала. Именно таких результатов следовало ожидать, если движущей силой, поднимающей воду вверх по дереву, служит испарение воды с поверхности листьев.

Современные исследования строения растений и свойств воды позволили установить последовательность событий, в результате которых происходит движение ксилемного сока вверх (рис. 18.19). Многие свойства воды обусловлены когезией и адгезией.

1. Процесс транспирации начинается с испарения воды со стенок клеток листьев сначала в воздушные полости, находящиеся внутри листа, а затем через устьица листа в окружающую атмосферу.

2. Потеря воды в результате ее испарения из листьев создает дефицит воды в клеточных стенках, но этот дефицит быстро ликвидируется за счет притока воды от стенок соседних клеток. Эти клетки в свою очередь получают

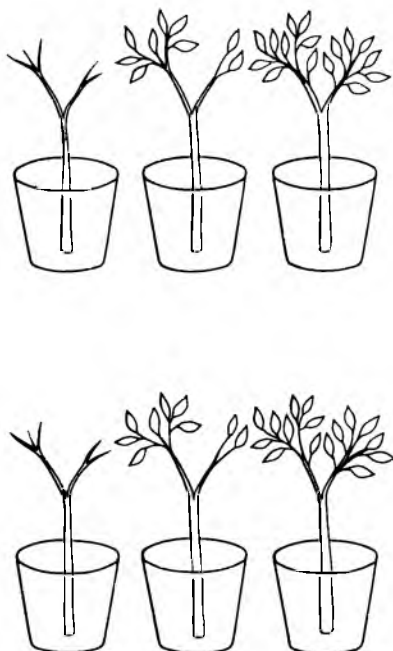
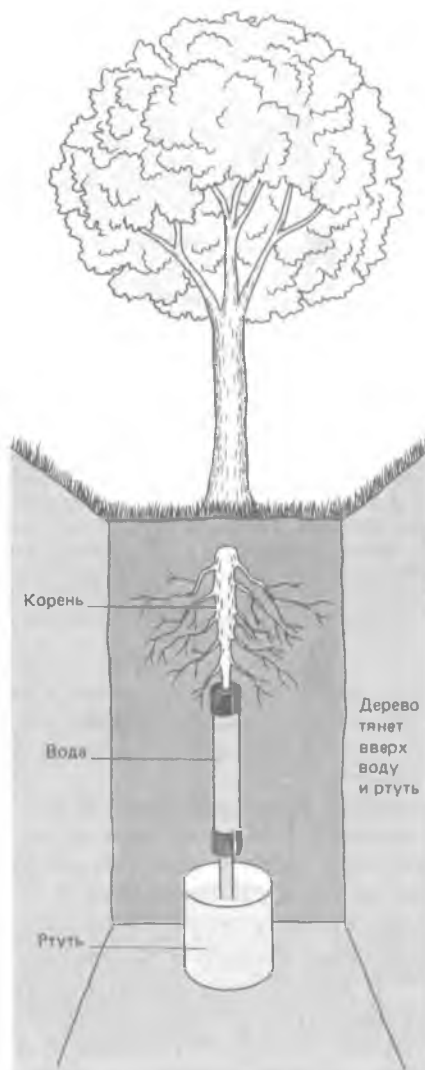


Рис. 18.17. С. Хейлз, сравнивая скорость поглощения воды с общей площадью листьев на разных ветках, установил, что движение ксилемного сока определяется площадью листьев.

Рис. 18.18. Присоединив заполненную водой трубку к обрезанному концу корня дерева груши. Хейлз определил сосущую силу корня для дерева с нормальной транспирацией. Он измерил также, на какую высоту может подняться соединенный с водой столбик ртути по мере поглощения воды растением.



воду от соседних клеток и т. д. Вода благодаря своей капиллярности движется между целлюлозными волокнами через пористые клеточные стенки (см. разд. 9.5). В конечном итоге вода, испарившаяся из клеток листа, возмещается за счет воды, поступающей от самого кончика одной из жилок листа, т. е. из клетки ксилемы.

3. Так как между молекулами воды существует сильное взаимное притяжение (когезия), они как бы образуют единое целое. Испарение воды у вершины водяного столба, заполняющего ксилему, тянет за собой весь этот водяной столб, как если бы мы потянули за кончик каната, проходящего через все растение до самых корней и уходящего в почву. При этом вся вода в ксилеме немножко подтягивается вверх, и процесс этот продолжается непрерывно.

Поскольку весь этот процесс запускает транспирация, а когезия между мо-

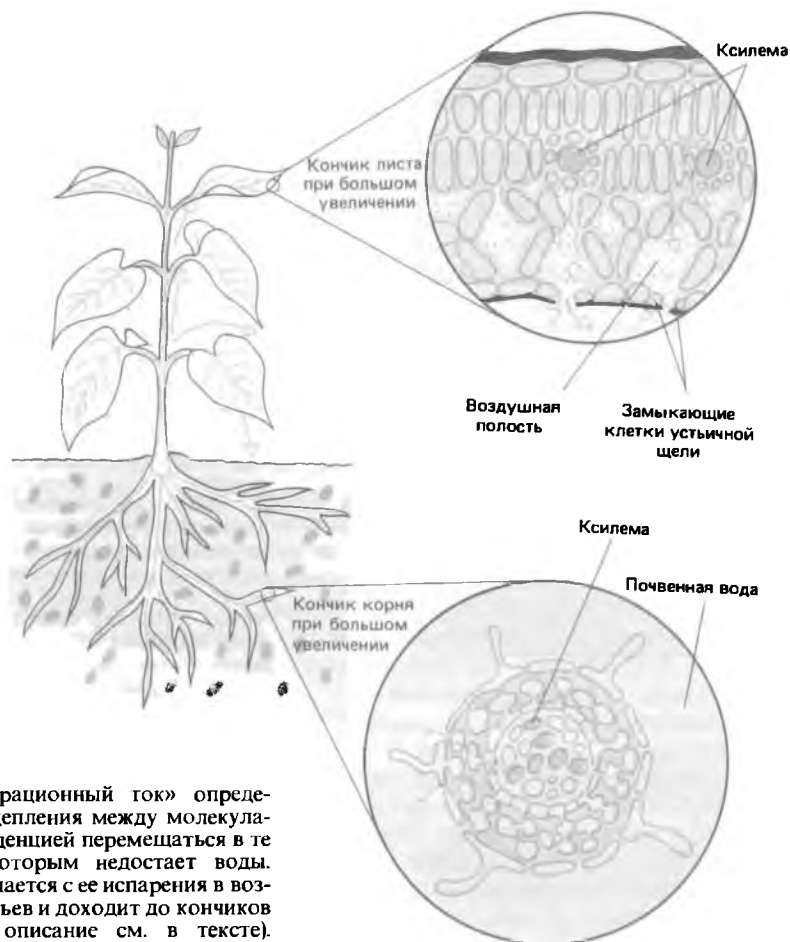


Рис. 18.19. «Транспирационный ток» определяется как силами сцепления между молекулами воды, так и ее тенденцией перемещаться в те участки растения, которым недостает воды. Движение воды начинается с ее испарения в воздушные полости листьев и доходит до кончиков корней (подробное описание см. в тексте).

лекулами воды обеспечивает его непрерывность, можно сказать, что механизм ксилемного транспорта обусловлен сочетанием присасывающего действия транспирации с когезией между молекулами воды.

Транспортные функции флоэмы. Другая проводящая ткань, флоэма, служит для транспорта питательных веществ и других органических соединений. Большая часть питательных веществ транспортируется по флоэме в форме сахарозы (пищевой сахар) и других сахаров. Вблизи кончика корня в результате взаимодействия между частью сахаров и азота, поступающего в корни из почвы, образуются аминокислоты. Затем эти аминокислоты могут перемещаться по ксилеме или флоэме в другие части растения и использоваться для синтеза белка. Флоэма может также содержать минеральные вещества, поступающие в нее из отмирающих листьев.

У цветковых растений проводящими элементами служат длинные *ситовидные трубки*, состоящие из отдельных клеток, или члеников, соединяющихся своими концами. На конце каждой клетки имеется *ситовидная пластинка*, пронизанная порами, через которые питательные вещества переходят из одной клетки в другую. В отличие от проводящих клеток ксилемы у ситовидных кле-



Рис. 18.20. Модельная система Мюнха, иллюстрирующая его теорию передвижения раствора. Мембрана избирательно проницаема для воды, но непроницаема для сахара. Синие точки – молекулы сахара; стрелки – направление движения воды или раствора. В начале эксперимента в расширенный левый конец трубки помещают раствор сахара, а в правый – чистую воду. Затем оба конца трубки погружают в ванночку с водой. Вода по закону осмоса движется через мембрану в левую камеру, содержащую раствор сахара. Объем раствора увеличивается, он заполняет сначала всю левую часть трубки, а затем середину и перетекает в ее правую часть, выталкивая из нее воду. Процесс этот прекращается лишь после того, как концентрация сахара в обеих частях трубки становится одинаковой. Однако в живом растении одни его участки постоянно вырабатывают сахар, и он переносится в другие, в которых он используется; поэтому такое движение происходит в растении непрерывно.

ток имеется мембрана и живая цитоплазма, но в них отсутствуют ядро и другие органеллы, которые могли бы затруднять ток жидкости.

Ботаники не уверены в том, что они до конца понимают механизм транспорта по флоэме. Механизм этот трудно исследовать, так как ткань флоэмы очень чувствительна. Даже слабое воздействие на живую ткань флоэмы вызывает закупорку ситовидных пластинок и полное прекращение транспорта.

Большинство исследователей принимает модель флоэмного транспорта (рис. 18.20), предложенную в 1926 г. Эрнстом Мюнхом (Ernst Münch). В основе этой модели лежат представления об осмотическом поведении воды. Вода стремится переходить через избирательно проницаемые мембраны из более разбавленного раствора в тот, где общая концентрация растворенных веществ выше (см. разд. 10.3). Согласно теории Мюнха, в ситовидные клетки по механизму активного транспорта поступают растворенные вещества, в основном сахароза. Вслед за ними – осмотическим путем – в клетки поступает вода, что создает давление внутри одной из ситовидных клеток. Затем под действием этого давления раствор выталкивается в следующую клетку и т.д. В конце концов раствор достигает такого участка, где его поглощают ткани, окружаю-

щие флоэму. Поскольку вместе с осмотически активными веществами из ситовидных клеток выходит вода, давление в них падает. Сахароза, являющаяся главным компонентом раствора, необходима в основном тканям, нуждающимся в энергии для роста, или органам, запасующим питательные вещества, т.е. корням, семенам или плодам.

Таким образом, в живом растении имеются участки, служащие «источником» растворенных веществ, которые постоянно синтезируют сахара (листья) или высвобождают их (запасующие корни и стебли). Другие участки служат «стоком» для этих соединений. Движение всегда направлено от участков с высокой концентрацией веществ и высоким давлением к участкам с более низкой их концентрацией и более низким давлением. Теорию, объясняющую механизм передвижения раствора органических веществ в растении, выдвинул Мюнх.

Теория Мюнха согласуется с наличием у ситовидных клеток клеточной мембраны и цитоплазмы, а также высокого внутреннего давления. Она позволяет также объяснить другое интересное явление – происходящее время от времени изменение направления тока во флоэме. Для этого достаточно, чтобы в каком-то участке растения концентрация растворенных веществ стала ниже, чем на участке, куда первоначально направлялся ток во флоэме. Предположим, например, что корни запасают питательные вещества. Клетки корней, поглощая сахар, уменьшают концентрацию растворенных веществ в близлежащей флоэме. Вслед за сахаром по закону осмоса из флоэмы вытекает вода, что приводит к снижению давления в ситовидных трубках корня. До тех пор пока давление во флоэме корня ниже, чем во флоэме листьев, ток идет от листьев к корням. Предположим теперь, что растение образует цветки, для роста которых необходимы питательные вещества. По мере поглощения цветками сахара у близлежащего конца флоэмы его концентрация, а следовательно, и давление могут стать на этом участке флоэмы ниже, чем во флоэме корня. Так как содержащее флоэмы всегда движется к участку с самым низким давлением, образующиеся в листьях питательные вещества должны в данном случае перемещаться вверх, к развивающимся цветкам.

Практические приложения. Знания о перемещении различных веществ в растении могут быть полезны при попытках воздействовать на растение или на его вредителей. Некоторые вещества, например, поглощаются поверхностью листьев и переносятся во флоэму, по которой затем транспортируются во все части растения. На этом основаны листовые подкормки, при которых питательный раствор наносят на листья с помощью опрыскивателя. Другие питательные вещества следует вносить в почву, поскольку они поглощаются только через корни.

В некоторых случаях, однако, полезно наносить на растения вещества, которые не поглощаются листьями. Так, нанесение пестицидов на растение защищает листья от насекомых-вредителей и внедряющихся в листья грибов. Так как эти пестициды не поглощаются растениями, они не загрязняют ни плоды, развивающиеся уже после опрыскивания, ни используемые в пищу корни.

Системные пестициды растворяют в воде и поливают ими землю или опрыскивают листья; эти пестициды поглощаются корнями или листьями, а затем разносятся по всему растению. Системные пестициды убивают как сосущих насекомых (тлю), так и насекомых, которые живут во внутренних тканях листа (минирующие личинки насекомых) и поэтому никогда не контактируют с пестицидами, наносимыми на поверхность листьев. Системные

пестициды можно применять для защиты декоративных растений, но ими нельзя обрабатывать растения, употребляемые в пищу, так как они токсичны не только для насекомых, но и для человека.

Краткое содержание главы

К основным частям растения относятся листья, стебли и корни. Листья чаще бывают широкими и плоскими; они обычно расположены таким образом, чтобы на них падало максимальное количество солнечного света. Наличие кутикулы и устьиц дает возможность листьям осуществлять необходимый газообмен и одновременно сводит к минимуму потери воды. Стебли несут опорные функции, и по ним происходит транспортировка веществ в листья и от них. Кроме того, стебли часто сами способны к фотосинтезу, а также к запасанию питательных веществ и воды. Корни закрепляют растения в почве, поглощают из почвы необходимые соединения и транспортируют их, а также запасают питательные вещества.

Через корни в растение из почвы поступает большая часть воды и необходимых минеральных веществ. Качество почвы зависит от типа и размера твердых частиц, количества осадков, содержания органического вещества и O_2 , а также от наличия в ней почвенных организмов.

Проводящие ткани обеспечивают транспорт различных соединений по всему растению. По ксилеме от корней к листьям движется ксилемный сок (вода и минеральные вещества). До некоторой степени движение по ксилеме происходит за счет корневого давления, но главным механизмом этого процесса служит транспирационный ток и высокая степень слипания молекул, заполняющих ксилему. По флоэме происходит перенос органических и минеральных веществ от тех частей растения, в которых они образуются (листья) или запасаются (корни и стебли), к тем, в которых они используются (стебли, корни, растущие листья, цветы и плоды). При этом движение всегда направлено от области более высокого давления к области более низкого давления. Давление жидкости во флоэме определяется главным образом концентрацией в ней сахара.

Зная пути взаимодействия корней и почвы, а также механизм транспорта питательных веществ и других соединений в растениях, мы получим возможность управлять процессами, происходящими в растениях, а также бороться с их вредителями.

Проверьте себя

1. Какие из перечисленных ниже пунктов менее всего можно отнести к функциям стебля?
 - а) поддержание листьев;
 - б) поглощение минеральных солей из почвы;
 - в) фотосинтез;
 - г) запасание питательных веществ;
 - д) транспорт питательных веществ.
2. Назовите структурные компоненты листа, ответственные за каждую из перечисленных ниже функций:
 - а) поступление воздуха из атмосферы в лист;
 - б) транспорт воды из стебля в лист;
 - в) транспорт питательных веществ из листа в другие части растения;

- г) изоляция листа от окружающего воздуха, когда потеря воды становится слишком большой;
 - д) защита листа и замедление процесса потери воды.
3. Какую из перечисленных ниже функций мочковатый корень может выполнять лучше, чем стержневой?
- а) поглощение;
 - б) закрепление в почве;
 - в) запасание питательных веществ;
 - г) транспорт.
4. Определить в нескольких словах значение каждого из перечисленных ниже компонентов почвы для растения:
- а) твердые частицы;
 - б) кислород;
 - в) почвенные бактерии;
 - г) органическое вещество.
5. В каких частях растения имеется ксилема?
- а) в листьях;
 - б) в стеблях;
 - в) в корнях;
 - г) во всех перечисленных выше частях;
 - д) ни в одной из перечисленных частей.
6. По какой сосудистой ткани транспортируются питательные вещества из клубней в цветки картофеля?
7. Для того чтобы под действием корневого давления происходило движение ксилемного сока, растению необходимо:
- а) достаточное содержание в почве минеральных веществ;
 - б) достаточное содержание в почве воды;
 - в) достаточное содержание в почве кислорода;
 - г) живые клетки корня;
 - д) все перечисленное выше.

Вопросы для обсуждения

1. Структура листа изменяется в зависимости от вида растения и часто бывает тесно связана с условиями его обитания. В каких местообитаниях можно встретить растение, если его листья:
 - а) имеют очень толстую кутикулу;
 - б) имеют тонкую кутикулу или не имеют ее вовсе, имеют слабо-развитую ксилему или не имеют ее, не имеют устьиц.
2. Картофель, который мы едим, – это запасающие клубни (подземные стебли). Почему фермеры, выращивающие картофель, стараются уберечь свои картофельные поля от насекомых-вредителей, пожирающих в больших количествах листья картофеля?
3. Современные методы химического анализа позволяют очень точно определять, какие именно элементы содержатся в растении и в каких количествах. Почему эти методы мало пригодны для определения потребностей растений в питательных веществах?
4. Почему зеленым растениям необходим кислород?
5. На рис. 18.21 представлены три черенка, срезанные в одно и то же время с одного и того же растения. Первый черенок сразу же



Рис. 18.21. Три черенка, срезанные одновременно с одного растения, но подвергнутые различной обработке.

поставили в воду. Второй черенок оставался без воды в течение получаса, а затем с его нижнего конца срезали кусочек стебля длиной 5 см и поместили черенок в воду. Третий черенок оставался без воды также в течение получаса, а затем его поставили в воду без дополнительной обрезки. Эти фотографии сделаны через 2,5 ч после того, как черенки были срезаны с дерева. Чем можно объяснить различия, наблюдающиеся между тремя черенками?

6. Будет ли при перечисленных ниже условиях происходить увеличение или уменьшение скорости транспирации?
 - а) повышение влажности;
 - б) закрывание устьиц;
 - в) усиление интенсивности солнечного света;
 - г) усиление ветра.
7. Почему лучше срезать цветы ранним утром или вечером? Почему лучше срезать цветы с более длинными стеблями, чем это необходимо для их последующей оранжировки?
8. Почему вечнозеленые деревья и кустарники необходимо обильно поливать до промерзания грунта при наступлении зимы?
9. Что говорит увядание о движении воды в растении? Не служит ли оно сигналом о необходимости полива?
10. Вирусный возбудитель желтухи сахарной свеклы передается от растения к растению тлями – мелкими насекомыми, которые питаются, погружая свой сосущий ротовой аппарат в клетки флоэмы. Почему эта болезнь так быстро распространяется по растению?

Очерк. Как растение питается с помощью листьев

Многие растения способны поглощать питательные вещества своей листовой поверхностью. У насекомоядных растений эта способность приняла необычайно сложные формы, так как эти растения не просто поглощают пищу через листья, но сначала используют листья для того, чтобы поймать и переварить свою жертву – мелких насекомых и других мелких животных.

Насекомоядные растения обитают на кислых почвах. В таких почвах рост бактерий, способствующих высвобождению питательных веществ из мертвого органического материала замедлен, а, кроме того, растворимость высвобождающихся питательных веществ в них сильно повышается, так что эти веще-



Рис. 18.22. Венерина мухоловка – вымирающее насекомоядное растение, распространенное только на Каролинских островах. Фотография целого растения. Красная внутренняя поверхность двулопастных листьев привлекает насекомых. В ответ на прикосновение насекомого в чувствительных волосках, расположенных на внутренней поверхности листа, возникает электрический импульс, который в свою очередь вызывает быстрые изменения содержания воды в некоторых клетках листа; в результате лист быстро захлопывается и насекомое оказывается

в ловушке. При этом волоски, расположенные по краю листа, образуют вокруг добычи решетку. Это можно видеть на двух листьях справа; темное пятно в верхней части нижнего листа – пойманное насекомое. Железы, расположенные на внутренней поверхности листа, выделяют ферменты, переваривающие мягкие части насекомого. Непереваренные остатки выбрасываются, когда ловушка открывается снова в ожидании новой жертвы. (Carolina Biological Supply Company.)

ства легко вымываются. Многие растения, особенно произрастающие на кислых болотах, не могут поэтому получать через корни необходимое им количество питательных веществ. У насекомоядных растений корни обычно очень небольшие и служат в основном для закрепления растения в почве и поглощения воды. Захватываемая листьями насекомоядных растений добыча животного происхождения богата белком, т.е. является хорошим источником азота, и содержит также другие необходимые растениям минеральные вещества. Насекомоядные растения, подобно другим зеленым растениям, создают необходимые им соединения в процессе фотосинтеза; при этом недостатка в солнечном свете они не испытывают: у них нет серьезных конкурентов, так как в их местообитаниях могут выжить лишь немногие обычные растения.

Известно три основных типа насекомоядных растений: активные ловцы (венерина мухоловка), растения, имеющие ловушки в виде кувшинчиков, урн или пузырьков, и растения, имеющие ловушки в виде липкой листовой поверхности (роснянковые). У растений всех трех типов имеются некоторые общие адаптивные признаки. Ловушка представляет собой модифицированный лист с нектарниками, которые выделяют вещества, привлекающие добычу. У большинства других растений нектарники находятся в цветке (который также состоит из модифицированных листьев). У ловчих листьев имеются, кроме того, железки, которые вырабатывают ферменты, переваривающие захваченных насекомых. Наконец, листовые волоски у насекомоядных растений видоизменены и служат для захвата добычи. В подписях к рис. 18.22–18.24 описаны эти адаптации растений каждого типа.



Рис. 18.23. Слева. Саррацения - насекомоядное растение, имеющее ловчие аппараты в виде кувшинчиков, образованных трубчатыми листьями. Вырабатывающие нектар железы на верхнем крае кувшинчика привлекают насекомых. Прямо за этими железами расположен участок с гладкой скользкой поверхностью, по которой неосторожное насекомое скатывается вниз и попадает в капельку переваривающих ферментов. Направленные вниз волоски внутри кувшинчи-

ка не дают насекомому выбраться наружу, вынуждая его двигаться вниз к основанию листа (William Camp). Справа. Внутри продольно разрезанного листа видна пойманная жертва (Carolina Biological Supply Company).



Рис. 18.24. Росиянка – насекомоядное растение с липкими листьями. Слева. Каждый лист покрыт волосками, выделяющими блестящие клейкие капельки, которые привлекают насекомых. Справа. После того как насекомое приклеилось, расположенные вокруг волоски протягиваются к нему и удерживают его еще крепче. Затем растение начинает вырабатывать пищеварительные ферменты и поглощает продукты переваривания. (Carolina Biological Supply Company.)

Глава 19

Размножение и рост цветковых растений

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Назвать части цветка и указать роль каждой из них в размножении растения.
2. Описать последовательность событий, происходящих в цветке при опылении, оплодотворении и развитии семени.
3. Дать определение следующим частям семени бобового растения: кожура, семядоли, ось зародыша и зачатки первых настоящих листьев.
4. Описать последовательность событий при росте в длину кончика корня и верхушки побега, используя названия таких важных частей растения, как: корневой чехлик, верхушечная меристема, зачаток листа, меристема пазушных листьев, а также зоны растяжения и дифференцировки.
5. Перечислить четыре основных различия между однодольными и двудольными растениями и уметь распознать их.
6. Распознать на фотографии, рисунке или самом растении следующие его части: верхушечную и пазушную меристемы, заболонь, ядро, годичные кольца, рубцы почечных чешуй, листовые рубцы, годичный прирост на поперечном распиле древесного ствола и годичный прирост побега в длину.
7. Дать краткое определение и привести примеры явлений, вызываемых у цветковых растений гормонами: тропизмы, апикальное доминирование, фотопериодическая реакция, цветение растений короткого и длинного дня.
8. Объяснить преимущества для растений бесполого, или вегетативного, размножения и перечислить некоторые способы вегетативного размножения; объяснить, почему люди используют вегетативное размножение растений, и назвать некоторые из применяющихся при этом методов.

Человек растет в соответствии со строго определенной программой и по достижении зрелости рост его практически прекращается. Растение, напротив, растет в течение всей своей жизни, образуя новые листья, ветви и корни. Эти

новые части помогают растению получать больше солнечного света, воды и минеральных веществ, что в свою очередь способствует продолжению роста. Кроме того, если растение потеряло лист, стебель или корень, оно компенсирует потерю, замещая утраченный орган.

Большую часть растения составляют клетки, специализированные для выполнения определенных функций – фотосинтеза, транспорта или запасаания питательных веществ. Специализированные клетки никогда больше не делятся. Способность растения к росту обеспечивают *меристемы* – группы клеток, сохраняющие способность к делению и образованию новых клеток. Некоторая часть этих новых клеток дифференцируется, образуя специализированные органы и ткани, другие остаются меристематическими, т.е. способными продолжать циклы деления. Наконец, некоторые меристемы образуют цветки – органы размножения растения; из цветков развиваются семена, дающие начало следующему поколению растений. Все фазы размножения и роста регулируются химическими посредниками, называемыми *гормонами*. Эти вещества переходят из одних частей растения в другие и координируют его функции.

В этой главе мы познакомимся со структурой цветка, с половым размножением и развитием семени. Затем мы рассмотрим процесс развития растения из семени и гормональную регуляцию развития и роста. Мы расскажем также о том, как у некоторых растений рост приводит в конечном итоге к вегетативному или бесполому образованию новых особей.

19.1. Половое размножение цветковых растений

Половое размножение цветкового растения начинается с развития цветка; за этим следует опыление, оплодотворение, развитие зародыша, семени и плода. Преимущество полового размножения состоит в том, что каждое новое

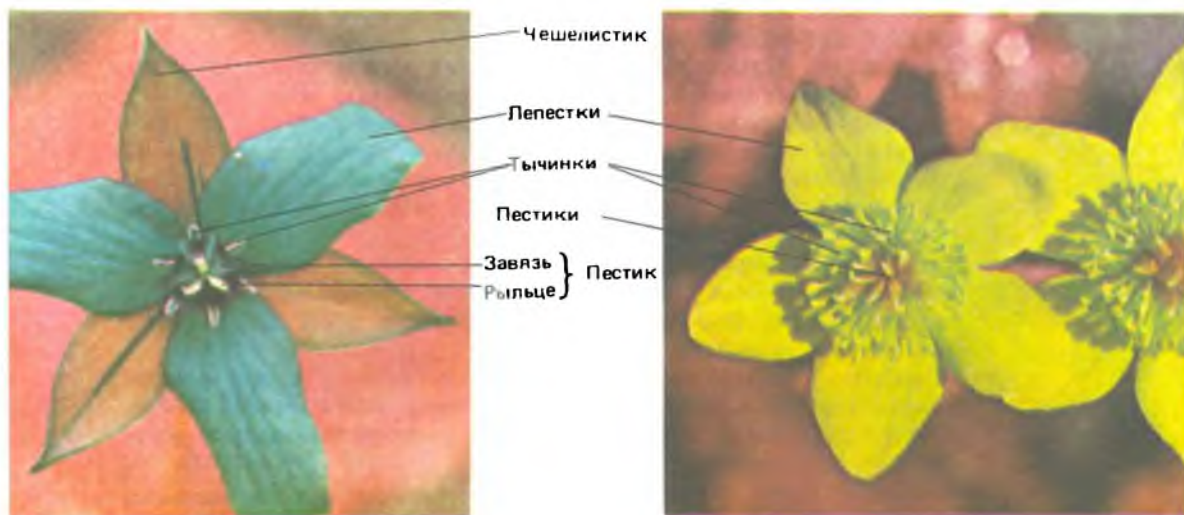


Рис. 19.1. Строение цветка. Слева. У цветка *Trillium* три чашелистика и три лепестка, шестигнездная завязь и рыльце с тремя желтоватыми лопастями. Справа. Цветок калужницы болотной состоит из пяти лепестков; расположенную в центре группу пестиков окружает венчик из тычинок. *Trillium* относится к однодольным, а калужница болотная – к двудольным растениям (см. разд. 19.3).

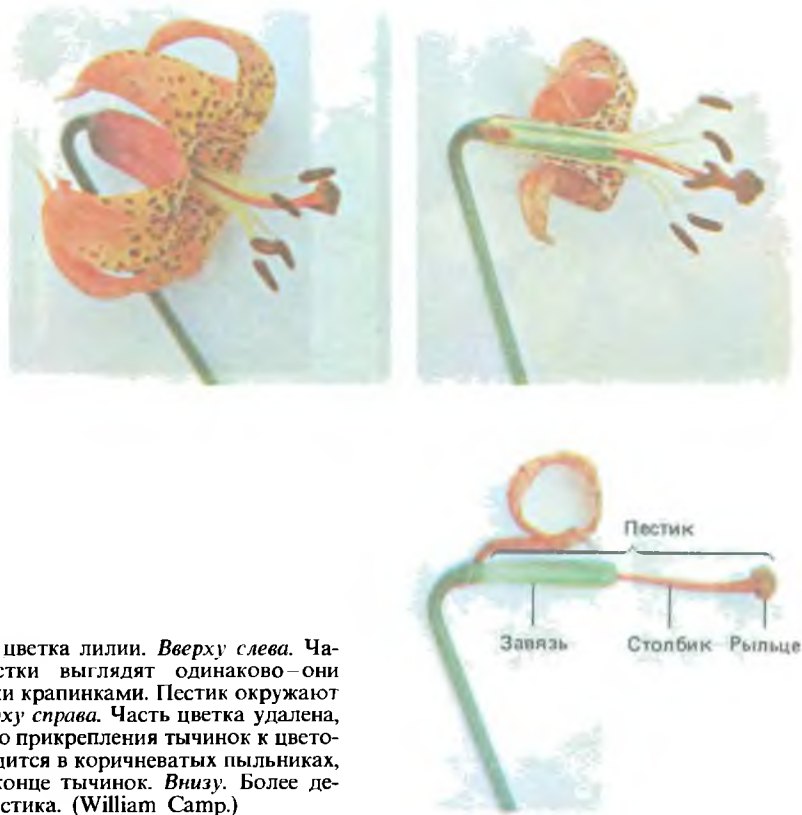


Рис. 19.2. Строение цветка лилии. *Вверху слева.* Чашелистики и лепестки выглядят одинаково – они оранжевые с темными крапинками. Пестик окружат шесть тычинок. *Вверху справа.* Часть цветка удалена, чтобы показать место прикрепления тычинок к цветоножке. Пыльца находится в коричневатых пыльниках, расположенных на конце тычинок. *Внизу.* Более детальный рисунок пестика. (William Camp.)

поколение представляет собой новую генетическую комбинацию. Кроме того, семена, образующиеся в результате полового размножения, могут переноситься на большие расстояния; при этом семена обладают устойчивостью к неблагоприятным условиям среды, которые могли бы оказаться губительными для родительского растения.

Строение цветка. Строение цветка специализировано для полового размножения. Цветок – это, в сущности, укороченный побег с компактно расположенными сильно измененными листьями – частями цветка.

Самые наружные части цветка – *чашелистики* – часто бывают зеленого цвета. Они образуются первыми и защищают развивающийся цветок, пока он еще находится на стадии почки (рис. 19.1). Непосредственно за чашелистиками располагаются *лепестки*. Они обычно бывают крупными и броскими, привлекая насекомых яркой окраской, а нередко и причудливой формой. За лепестками следуют *тычинки* – мужская часть цветка, в которой образуется пыльца. В центре цветка расположены одна или несколько женских частей цветка – *пестики*. На кончике пестика имеется липкое *рыльце*, улавливающее пыльцевые зерна. Среднюю часть пестика составляет длинный *столбик*, у основания которого расположена *завязь*, содержащая одну или несколько *семязачатков* (рис. 19.2, внизу).



Рис. 19.3. Разнообразие в строении цветков. *Вверху слева.* То, что мы называем «цветком» у представителя семейства сложноцветных, – это по существу, соцветие (головка или корзинка), состоящее из цветков двух типов. Каждый «лепесток» – это часть одного из язычковых цветков, расположенных по краю соцветия. Если вырвать такой язычковый цветок и внимательно рассмотреть тот его конец, которым он был прикреплен к ложу соцветия, то можно разглядеть крошечные части цветка. Центральную часть соцветия занимают очень мелкие трубчатые цветки. (William Camp.) *Вверху справа.* Цветки березы желтой образуют длинное соцветие, называемое сережкой. Представленная здесь веточка несет три вертикальные сережки с женскими цветками и одну длинную свисающую вниз сережку с мужскими цветками. Пыльца, высыпаящаяся из мужских цветков, переносится ветром на женские цветки. *Внизу.* Остролист – двудомное растение, т.е. у него имеются мужские (*слева*) и женские (*в середине*) растения. Обратите внимание на то, что у цветков каждого пола имеются слаборазвитые органы противоположного пола. (William Camp.) *Внизу справа.* «Лепестки» дёрена – это на самом деле видоизмененные листья, называемые прицветниками, которые окружают скопление мелких невзрачных цветков. (William Camp.)



Рис. 19.4. Фотография пыльцевого зерна, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа. (Biophoto Associates.)

Число видов цветковых растений достигает четверти миллиона, и у разных видов можно наблюдать самые разнообразные изменения этого «типичного» строения цветка (рис. 19.3).

Пыльца и опыление. Пыльца развивается в пыльниках, расположенных на кончиках тычинок. Форма и структура стенки пыльцевого зерна (рис. 19.4), так же как форма и строение цветка, различаются у разных видов растений. Специалисты по характерным морфологическим признакам клеточной стенки пыльцевого зерна легко могут определить род растения, которому принадлежит пыльца.

Для того чтобы произошло опыление, пыльца должна попасть на рыльце. Пыльца не может активно перемещаться, поэтому растение в этом смысле зависит от ветра или животных. Опыление с помощью ветра часто оказывается очень расточительным, поскольку большая часть пыльцы данного цветка никогда не достигает другого цветка. Опыление с помощью животных позволяет сэкономить часть энергии, которую растение тратит на образование пыльцы. Так, животные, посещающие только один определенный вид растений, непосредственно переносят пыльцу с одной особи данного вида на другую особь того же вида. Среди животных, служащих опылителями, много насекомых — пчелы, бабочки, осы, мухи, жуки; есть среди них и позвоночные — птицы, летучие мыши и даже один из мышевидных грызунов, обитающий в Южной Африке.

Каким же образом растения привлекают животных-опылителей? Во-первых, этому служат некоторые особенности цветка — его запах, форма или окраска, а часто все три вместе. Во-вторых, опылители получают некоторое вознаграждение в виде сладкого нектара. Нектар расположен таким образом, что животное не может добраться до него, не захватив при этом какое-то количество пыльцы. За все это растению приходится расплачиваться: растение, опыляемое животными, должно затрачивать энергию на выработку нектара и создание крупных, привлекательных цветков; но зато при этом ему нет нужды производить огромное количество пыльцы, необходимое для успешного опыления с помощью ветра.

Оплодотворение и развитие семени и плода. После того как пыльцевое зерно попадет на рыльце цветка оно прорастает, образуя пыльцевую трубку, ко-



Рис. 19.5. События, происходящие от момента опыления до оплодотворения. Слева. Пыльцевое зерно лилии прорастает, образуя пыльцевую трубку (Carolina Biological Supply Company). В середине и справа. При опылении пыльца попадает на рыльце. Во влажной, богатой пищевыми веществами среде пыльца про-

растает, и образующаяся пыльцевая трубка проникает через столбик пестика в семязачаток. Здесь из нее выходят два спермия. Один спермий оплодотворяет ядро яйцеклетки, другой – два центральных ядра, которые сливаются, образуя ядро эндосперма.

торая через столбик пестика достигает семязачатка, расположенного в завязи (рис. 19.5, слева и в середине). Каждый семязачаток содержит гаплоидное ядро яйцеклетки и семь других гаплоидных ядер (рис. 19.5, справа).

После того как пыльцевая трубка достигнет семязачатка, из нее выходят два спермия. Они производят двойное оплодотворение – уникальный репродук-



Рис. 19.6. Слева. Цветок морозника зимнего. Справа. Завязь, разрастаясь и вытягиваясь в длину, образует похожие на бобы зеленые плоды, в которых заключены семена. Часть одного из плодов удалена, чтобы показать находящиеся внутри белые семена. (William Camp.)



Рис. 19.7. Сухой плод молочая вскрывается вдоль одной стороны, и выпадающие наружу семена разносятся ветром. (William Campr.)

тивный акт, наблюдаемый только у цветковых растений. Один спермий оплодотворяет яйцеклетку; при этом образуется *зигота*, которая в результате дальнейшего развития превращается в зародыш. Другой спермий сливается в семязачатке с двумя центральными ядрами; поскольку все эти три ядра гаплоидные, в результате второго оплодотворения образуется ядро с тройным набором хромосом, т.е. *триплоид*. Триплоидное ядро делится и дает начало *эндосперму* – ткани, поглощающей и запасающей питательные вещества. Эти вещества затем используются зародышем в процессе его превращения в новое растение. Такой источник питания для развивающегося проростка несомненно полезен. Однако голосеменные растения (см. разд. 3.1) запасают в семенах питательные вещества, обходясь без эндосперма, а поэтому адаптивные преимущества двойного оплодотворения неясны.

По мере роста зародыша растут и окружающие его покровы семязачатка, и из них образуется *семенная кожура*. Стенка завязи, лежащая снаружи от семенной кожуры, также разрастается и образует *плод* (рис. 19.6). Семенная кожура и плод, защищающие семя от хищников и высыхания, представляют собой вклад родительского организма в защиту своего потомства. Родительское растение отдает ему также питательные вещества, накопленные в эндосперме.

Зародыш развивается только до определенной стадии. Затем его рост прекращается, чтобы возобновиться позднее, при прорастании семени.

Многие виды растений образуют семена и плоды только в том случае, если они были опылены и если произошло оплодотворение. Однако у некоторых видов при опрыскивании цветков растительными гормонами могут образоваться бессемянные плоды. У некоторых плодовых культур, например бананов и ананасов, плоды естественным образом развиваются без оплодотворения, и поэтому у них нет семян. Эти растения размножают вегетативным путем, и благодаря легкости такого способа размножения они быстро получают широкое распространение.

Далеко не все плоды мясистые и вкусные. Многие из них представляют собой лишь довольно тонкий защитный слой. Когда семена созревают, плод раскрывается по линии разрыва, освобождая семена. Примерами таких плодов могут служить бобы различных видов гороха, фасоли и клецвины.



Рис. 19.8. У некоторых растений, как, например, у хорошо известного нам лопуха, семена или плоды снабжены крючочками, с помощью которых они прикрепляются к шерсти животных или одежде людей и распространяются в другие места. (Biophoto Associates.)

Распространение семян и плодов. Созревшие семена готовы к распространению. Мелкие легкие семена молочая и одуванчика снабжены перистыми хохолками, благодаря которым они даже при легком ветре парят в воздухе (рис. 19.7). Более крупные семена обладают одним неоспоримым преимуществом; в них содержится больше питательных веществ, что позволяет им удовлетворять потребности молодого растения до тех пор, пока оно не начинает их вырабатывать. Но зато ветер не может унести такие семена далеко от родительского растения. Однако животные способны переносить на значительные расстояния даже крупные семена. О важной роли животных в распространении семян свидетельствует наличие у многих растений энергетически весьма дорогостоящих адаптаций, способствующих такому распространению. Так, у некоторых плодов и семян имеются крючки, с помощью которых они прицепляются к оперению птиц или шерсти животных, что обеспечивает им «бесплатный проезд» на новые места (рис. 19.8).

Однако наиболее обычная адаптация — это образование вокруг семени плохo перевариваемой кожуры. Такие семена бывают окружены вкусным и питательным плодом. Когда животное съедает плод, семена проходят по его ки-



Рис. 19.9. Темно-красный цвет плодов дикой вишни служит визуальным сигналом ее спелости. Семена покрыты толстой кожурой, что позволяет им проходить неповрежденными через кишечный тракт птиц. (William Camp.)

шечному тракту неповрежденными, а затем попадают в почву, уже снабженные небольшим количеством органического удобрения. Семена некоторых растений не могут прорасти, если их кожура не разрушена до некоторой степени в кишечном тракте животного.

До тех пор пока семена не созреют, плоды обычно защищены от поедания. Незрелые плоды часто бывают не только невкусными, но даже токсичными. При созревании плода его химический состав изменяется, так что плод становится вкусным. При этом часто изменяется и окраска плода, что служит визуальным сигналом о пригодности его в пищу (рис. 19.9).

Рассмотрим теперь строение семени, его рост и превращение в зрелое растение.

19.2. Жизненный цикл бобового растения

Строение семени. Мы начнем с рассмотрения семени обычного растения. Оно представляет собой «пакетик», содержащий зародыш растения, развитие которого приостановилось на определенной стадии, и необходимый ему запас питательных веществ (рис. 19.10). Кожура семени плотно облегает зародыш, образуя защитную оболочку. Сняв эту оболочку, можно увидеть, что семя состоит из двух половинок, двух сильно утолщенных листоподобных придатков – семядолей. Между ними расположена крошечная ось зародыша, которая, развиваясь, образует первичный корень и главный побег, а также зачаток листьев, из которого образуется первая пара настоящих листьев. Ввиду наличия у бобовых двух *семядолей* их относят к группе цветковых растений, называемой *двудольными*. Семядоли у бобовых крупные, так как они содержат питательные вещества, необходимые зародышу. В семенах многих других растений (таких, например, как кукуруза, рис. 19.16) питательные вещества отделены от зародыша.

Сухие семена бобовых, поступающие в продажу, представляют собой крайне обезвоженные живые организмы и в этом покоящемся состоянии кажутся неживыми. Однако при наличии необходимых условий они выходят из состояния покоя и *прорастают*, т.е. начинают расти, постепенно превращаясь в новое фотосинтезирующее бобовое растение.

Прорастание. Для нормального прорастания семени необходимо сочетание определенных внешних условий. Первым таким условием является наличие воды. Как известно, прорастание высаживаемых семян фасоли и гороха можно ускорить, если предварительно замочить их на ночь в воде. Семенам необходима также подходящая температура и нужен кислород для дыхания, поскольку для построения структур нового организма они используют энергию запасных питательных веществ, извлекаемую в процессе дыхания.

Рост корня. Прорастание семени бобовых начинается с заметного увеличения первичного корня проростка.

На кончике корня расположен *корневой чехлик*, представляющий собой колпачок из клеток, закрывающий растущий кончик корня и защищающий его от повреждения грубыми частицами почвы (рис. 19.11). Наружные клетки корневого чехлика по мере продвижения корня вглубь почвы отмирают. Внутри корневого чехлика находится апикальная (т.е. верхушечная) меристема – область активно делящихся клеток, из которой образуются новые клетки как корневого чехлика, так и самого корня. Сразу над апикальной меристемой расположена *зона растяжения*, в которой вновь образовавшиеся клетки вытягиваются в длину и проталкивают корневой чехлик и апикальную меристему

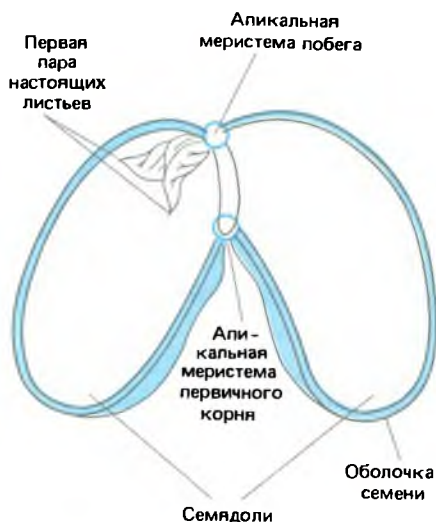


Рис. 19.10. Семя фасоли, расщепленное на две доли (описание в тексте).

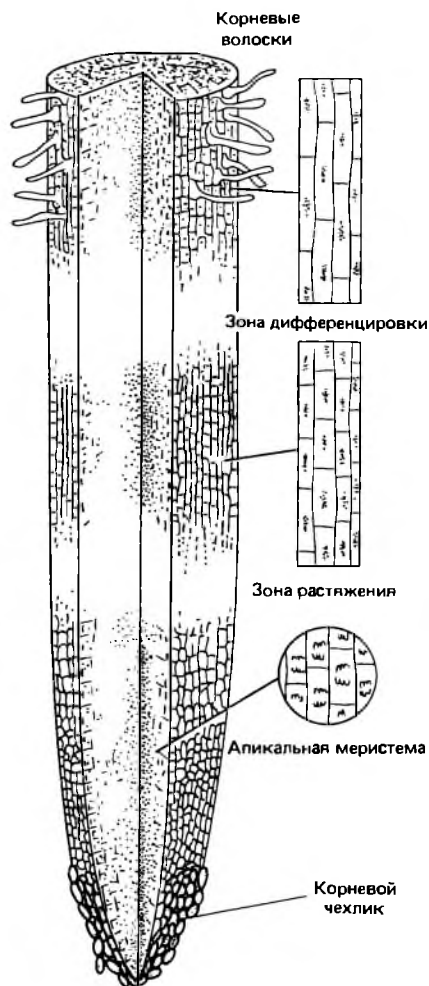
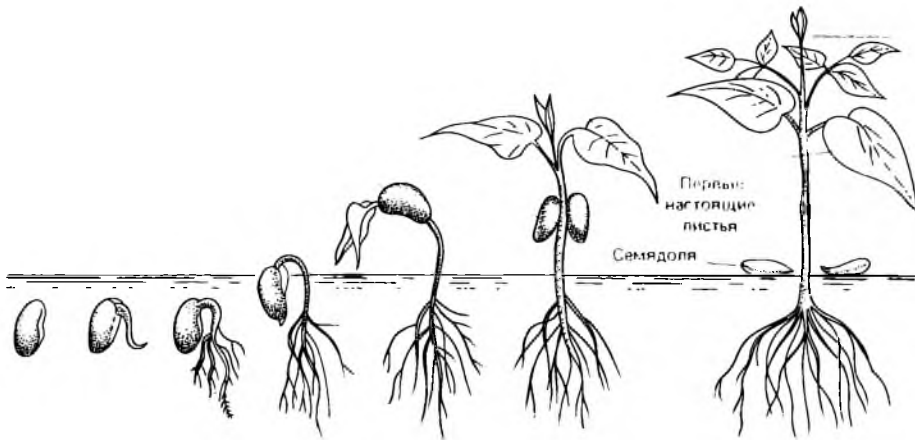


Рис. 19.11. Кончик растущего корня. Справа схематически показано, как выглядят клетки двух участков корня под микроскопом.

сквозь почву. Так происходит рост корня. За зоной растяжения следует *зона дифференцировки*, где клетки, достигшие окончательных размеров, начинают специализироваться по структуре и функции. Некоторые наружные клетки этой зоны образуют тонкие выросты, называемые *корневыми волосками*, с помощью которых корень закрепляется среди частиц почвы. На продольном срезе растущего кончика корня видны клетки, находящиеся на разных стадиях развития: у самого кончика корня находятся молодые делящиеся клетки апикальной меристемы, а за ними следуют все более старые, все более длинные и дифференцированные клетки (рис. 19.11).

После образования у проростка бобовых *первичного корня* он начинает ветвиться; новые ветви растут очень быстро и в свою очередь дают ветви. При этом всякий раз происходит последовательность событий, описанная выше, т. е. деление, растяжение и дифференцировка клеток. За несколько недель у нового растения образуется широко разветвленная корневая система мочковатого типа (рис. 19.12).

Рис. 19.12. Стадии превращения семени в молодое растение фасоли. Сначала развивается корневая система, а затем начинается развитие надземной части.



Рост надземной части растения. После того как у проростка сформировалась корневая система, у него начинается образование надземной части, т.е. побега. Апикальная меристема побега лежит между двумя крошечными первыми настоящими листьями. Характер роста побега в основном сходен с ростом корня: клетки апикальной меристемы делятся, у верхушки побега они продолжают оставаться меристематическими, а чем ближе к основанию растения, тем они сильнее удлиняются и в конце концов превращаются в специализированные клетки.

В отличие от кончика растущего корня у верхушки побега нет чехлика; другое ее отличие от кончика корня состоит в том, что она образует листья.

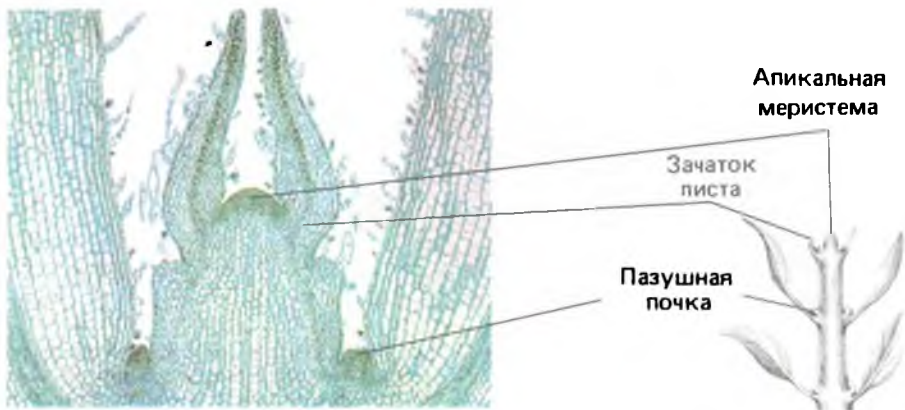


Рис. 19.13. Рост верхушки побега. Слева. Продольный разрез через верхушку побега *Coleus*. В центре виден апекс побега, новый листовой зачаток и пазушные почки, расположенные

в вершине угла между листовым зачатком и стеблем (Carolina Biological Supply Company). Справа. Рисунок, помогающий ориентироваться в структурах, представленных слева.

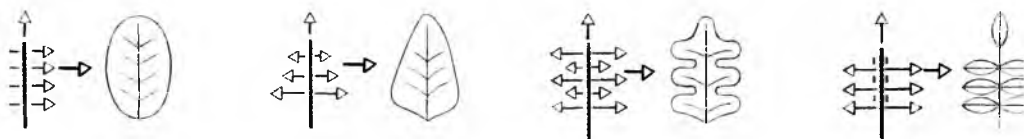


Рис. 19.14. Форма листа определяется характером деления и роста клеток в различных частях первичной оси (серый цвет) зачатка листа. В не-

которых редких случаях образуется сложный лист (крайний справа), листовая пластинка которого состоит из отдельных частей.

При закладке в меристематической ткани клеток, образующих новый лист, в месте сочленения черешка листа и стебля остаются группы меристематических клеток, которые носят название *пазушной меристемы*, а также *пазушной*, или *боковой*, *почки* (рис. 19.13). При определенных условиях состояние покоя этих клеток нарушается, и они дают начало новой верхушке побега, который растет и образует ветку со своими собственными листьями. Развитие листа начинается с появления листового зачатка — тоненького столбика меристематических клеток, которые делятся, увеличиваются в размерах и дифференцируются, образуя новый лист. Характер процессов в листовом зачатке определяет конечную форму листа. У растения фасоли первая пара настоящих листьев — это простые листья с цельной листовой пластинкой, тогда как листья, образующиеся позднее, сложные и их листовая пластинка разделена на несколько частей (см. рис. 19.14).

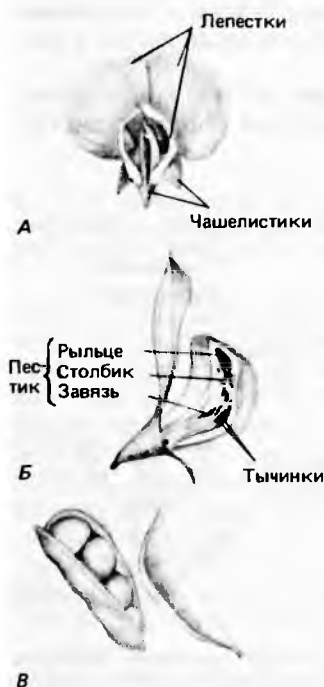


Рис. 19.15. Цветок фасоли очень похож на изображенный здесь цветок душистого горошка, только лепестки у него не такие крупные и броские. Лепестки полностью прикрывают тычинки и пестик. А. Общий вид цветка. Б. Вид цветка сбоку; некоторые части удалены, чтобы обнажить тычинки и пестик. В. Завязь и семязачатки развиваются соответственно в боб (плод) и семена.

Последующее развитие. В течение какого-то времени меристема побега образует лишь растущий стебель и новые листья. Однако со временем баланс гормонов в растении изменяется, после чего из меристемы побега начинается образование цветков.

У бобовых растений лепестки цветка окружают и полностью закрывают тычинки и пестик, так что их цветки обычно самоопыляются (рис. 19.15). У основания пестика находится несколько семязачатков, и в каждом из них образуются зародыш и эндосперм. Со временем питательные вещества эндосперма поглощаются семядолями, и в зрелом семени нет четко выраженного эндосперма.

По мере развития зародыша происходит также рост окружающей его стенки семязачатка, которая в конечном итоге превращается в семенную кожуру. Разрастающаяся вокруг них завязь образует плод.

После созревания семян боб становится сухим и лопается, и семена высыплются наружу. Теперь растение вступает в завершающую фазу своей жизни. Новые изменения в соотношении гормонов приводят к полному прекращению метаболизма и у растения наступает «запрограммированная смерть». Его остатки разлагаются, а их отдельные компоненты вновь вступают в круговорот питательных веществ и, возможно, используются потомками растения.

19.3. Однодольные растения

К двудольным цветковым растениям, зародыш которых имеет две семядоли, наряду с бобовыми относятся многие *травянистые* (с мягким стеблем) растения, а также большая часть *древесных* растений. Другую важную группу



Рис. 19.16. Слева. Семя кукурузы (однодольное растение) в продольном разрезе. Сравните с рис. 19.12, на котором изображено семя фасоли (двудольное растение). У зародыша кукурузы только одна семядоля. Колеоптиль представляет собой оболочку, покрывающую первые настоящие листья и защищающую их от механических повреждений, пока они не пробьются сквозь почву. У семени кукурузы пита-

тельные вещества эндосперма отделены от зародыша, тогда как у бобовых семядоли поглощают все питательные вещества эндосперма. (Эта черта характерна, однако, не для всех двудольных растений.) Справа. Проросшее семя кукурузы. Виден колеоптиль, растущий вверх, и первичный корень, растущий вправо и вниз. Слева видны боковые корни. (Biophoto Associates.)

цветковых растений составляют *однодольные*, зародыш которых имеет лишь одну семядолю (рис. 19.16). В эту группу входят семейство лилейных, в том числе разные виды лука, семейство ирисовых, к которому относятся ирисы и крокусы, нарциссы и орхидеи. Для человека самыми важными группами, необходимыми для его жизни, можно считать злаки, к которым принадлежат такие зерновые культуры, как пшеница, рис, кукуруза, овес, ячмень и рожь, а также различные пальмы, дающие финики, кокосовые орехи, бетель, растительные масла, рафию и ротанг.

Таблица 19.1. Сравнительная характеристика однодольных и двудольных растений

Признаки	Однодольные растения	Двудольные растения
Семядоли	Одна	Две
Число частей у цветка	Равно или кратно трем или бывает иным	Равно или кратно четырем или пяти или бывает иным
Жилкование листа	Параллельное	Сетчатое или ветвящееся
Проводящая ткань	Проводящие пучки размещены в стебле беспорядочно	Проводящая ткань образует сплошное кольцо или состоит из пучков, расположенных кольцом
Форма	В основном травянистые растения; некоторые деревья, например пальмы	Травянистые растения, кустарники и деревья
Примеры	Лилии, злаки, орхидеи, ирисы, лук, пальмы, крокусы, нарциссы и др.	Дубы, клены, бобовые, розы, мята, тыквы, маргаритки, орех, кактусы, фиалки, лютики, маки и др.

Однодольные растения по ряду внешних признаков легко отличить от двудольных. Для них характерны длинные тонкие листья с параллельным жилкованием, тогда как у двудольных растений жилки ветвятся или образуют сетку. На поперечном срезе стебля однодольных растений видно, что проводящие пучки размещены у них более беспорядочно, чем у двудольных, у которых они образуют кольцо (рис. 19.17). Кроме того, у однодольных растений число элементов цветка чаще всего равно или кратно трем, тогда как у двудольных оно равно четырем, пяти, кратно этим числам, но бывает и иным (рис. 19.18).

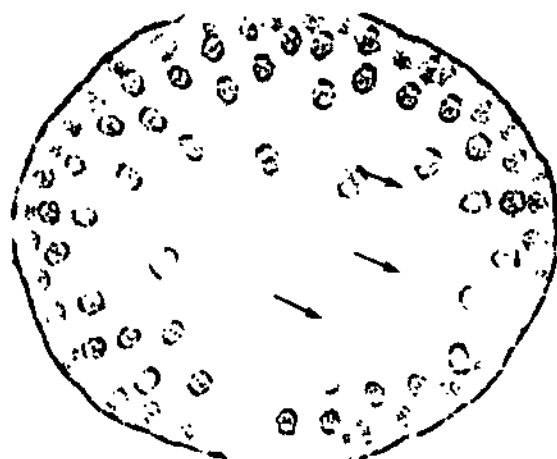


Рис. 19.17. Поперечный срез стебля кукурузы. Проводящие пучки расположены беспорядочно (стрелки), а не образуют кольцо по периферии стебля, как у травянистых двудольных растений (ср. с рис. 18.5). (Carolina Biological Supply Company.)



Рис. 19.18. Однодольные и двудольные растения. К характерным признакам однодольных растений относятся: параллельное жилкование листьев, как, например, у этого растения банана (*слева*) и кратное трем число частей у цветка, как, например, у этой лилии (*вверху справа*). Сетчатое жилкование листа и пятичленный цветок позволяют отнести примулу (*внизу справа*) к двудольным растениям (William Camp).

Для однодольных растений характерен также своеобразный способ роста, не наблюдаемый у двудольных. Кроме апикальной меристемы, определяющей рост кончиков корня и побега, у однодольных растений имеется также интеркалярная меристема, образующая у основания листьев новые клетки. Такие листья способны расти за счет основания. Эта их особенность хорошо знакома дачевладельцам, которым летом приходится тратить много времени на скашивание травы!

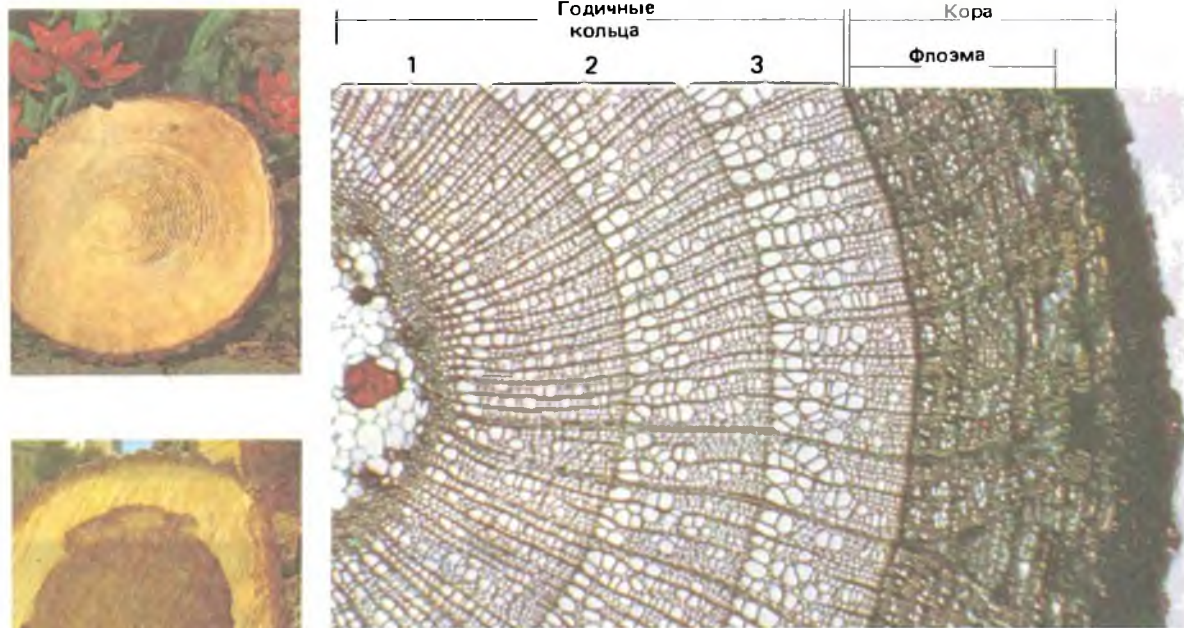


Рис. 19.19. Вверху слева. Годичные кольца на поперечном срезе ствола дерева. Внизу слева. Разная окраска внутренней ядровой древесины и внешней ее части, или заболони, у вяза. Справа. Микроскопическая картина поперечного среза трехлетней ветви липы. Обратите внимание на три годичных кольца. На внутренней стороне каждого кольца видны крупные клетки, образующиеся весной в начале вегетационного периода; затем образующиеся клетки становятся все мельче и мельче (Carolina Biological Supply Company).

19.4. Древесные растения

Известно, что бобовые растения или кукуруза живут всего лишь один год. Однако многие растения живут долгие годы; это деревья и кустарники, у которых рост продолжается в течение всей жизни, так что некоторые из них достигают огромных размеров.

У деревьев и кустарников корни и стебли из года в год становятся все толще. Меристематические клетки, расположенные между корой и древесиной, делятся, ежегодно одевая новым слоем древесины весь ствол и все ветви. На поперечном спиле эти ежегодные приросты видны в виде годичных колец; сосчитав эти кольца, можно определить возраст дерева (рис. 19.19). Древесина дерева подобна дневнику: различия в размере клеток, толщине колец и т.п. — это сделанные деревом записи о количестве осадков, пожарах, заражениях насекомыми-паразитами или даже гибели соседних деревьев (рис. 19.20).

Древесина представляет собой ксилему, т.е. ткань, проводящую ксилемный сок (см. разд. 18.3). Транспорт воды от корней к листьям происходит по самому наружному годичному кольцу или по нескольким таким кольцам (в зависимости от вида), которые носят название *заболони*. Внутренняя *ядровая древесина* (или ядро), уже не транспортирующая ксилемный сок, служит местом хранения отходов метаболизма. Заболонь и ядро часто различаются по окраске (рис. 19.19, внизу слева).



Рис. 19.20. Наскальный дворец, построенный в XIII в. в Меса-Верде (шт. Колорадо). Судя по характеру годичных колец на бревнах, составляющих отдельные части построек, длитель-

ная засуха заставила обитателей покинуть эти загадочные наскальные города. (National Park Service.)

На концах древесных стеблей расположена апикальная меристема, или *верхушечная почка*, которая растет, образуя новые участки стебля с листьями. В течение первого лета на новом участке стебля закладывается первое годичное кольцо древесины и образуется тонкий слой коры. По мере приближения зимы из верхушечной почки образуются не хорошо знакомые нам зеленые фотосинтезирующие листья, а защитные структуры в виде маленьких жестких *почечных чешуй*, располагающихся вокруг верхушечной почки (рис. 19.21). У основания каждого фотосинтезирующего листа клетки опробковевают, отделяя таким образом лист от остальной части растения. После опадения листа остается *листовой рубец*, указывающий, где черешок бывшего листа был прикреплен к ветви. Гибель и отделение листа, так же как старение и гибель растения, являются запрограммированной частью жизни.

Весной почечные чешуи опадают, а оставшиеся после их опадения рубцы образуют кольцо вокруг ветви в том месте, где в течение зимы находилась покоящаяся верхушечная почка. С наступлением весны в верхушечной почке возобновляется рост, ветвь удлиняется, а перед наступлением зимы в защитных гнездах, создаваемых почечными чешуями, закладываются новые группы листьев. Возраст ветви можно определить, не отделяя ее от дерева, а просто сосчитав на ее коре кольца, образованные рубцами почечных чешуй (рис. 19.21).

19.5. Гормоны растений

Гормоны растений представляют собой химические соединения, образующиеся в некоторых частях растения и способные перемещаться по всему его телу. Они влияют на рост или дифференцировку различных клеток и регули-

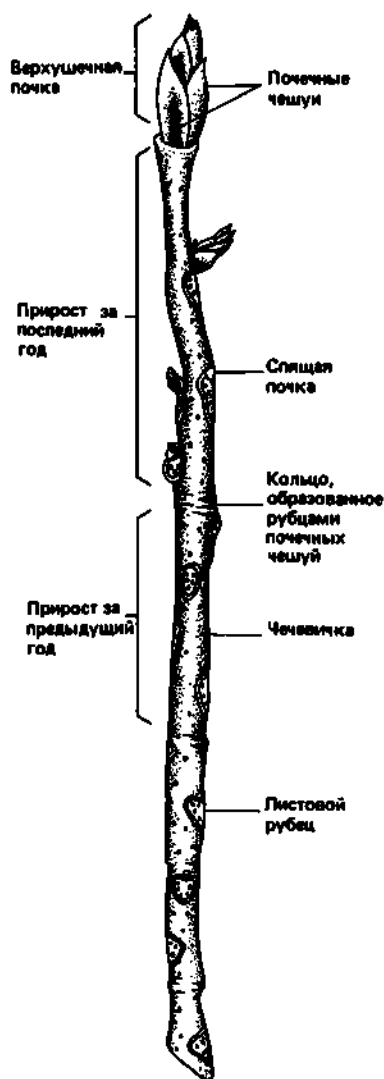


Рис. 19.21. Ветка кари.

руют практически все процессы, протекающие в растении.

Тропизмы. Первичный корень проростка всегда растет вниз, углубляясь в землю, независимо от того, как было ориентировано семя при посеве. Комнатные растения, получающие свет только из окна, обычно бывают наклонены в его сторону (рис. 19.22). Все это — примеры тропизмов, особенностей ростовых движений растения, с помощью которых оно соответствующим образом ориентируется в пространстве по отношению к важным факторам среды.

Тропизмы получили названия в зависимости от того фактора, которым они вызываются. Так, рост корня по направлению к центру Земли под влиянием земного притяжения, называют *положительным геотропизмом* (от *гео* — земля), а рост побега в направлении, противоположном земному тяготу —



Рис. 19.22. Слева. Эти бобы прорастивали в темноте, придав им различное положение, но корни росли вниз во всех случаях. Справа. Эти комнатные растения проявляют фототропизм — растут, изогнувшись в сторону окна, которое служит для них главным источником света.

нию, — отрицательным геотропизмом (см. рис. 19.16, справа). Комнатные растения, тянущиеся к свету, проявляют *положительный фототропизм* (*phōs* — свет), а корни *плакучей ивы*, которые тянутся на большие расстояния в сторону водоема, демонстрируют *положительный гидротропизм* (от *hýdōr* — вода).

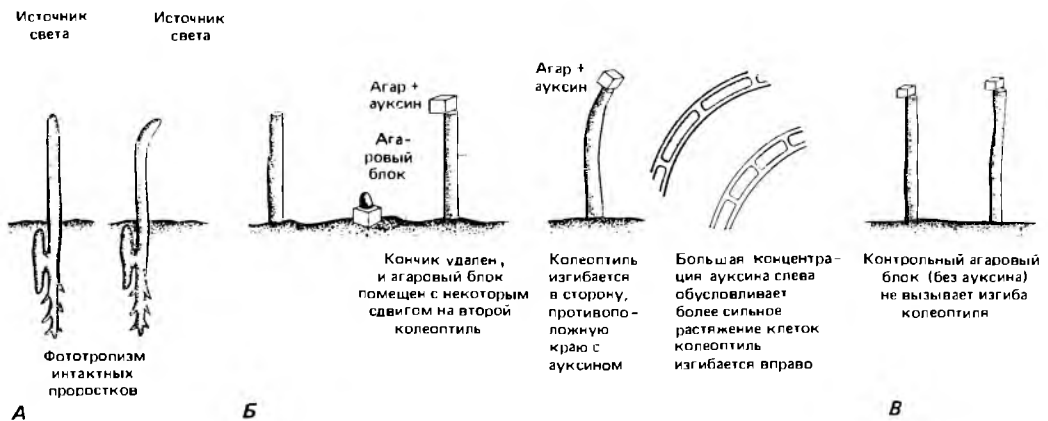


Рис. 19.23. Фототропизм coleoptилей проростков овса. А. При равномерном освещении coleоптиль растут прямо вверх, а при одностороннем — изгибаются к свету. Б. Эксперимент, демонстрирующий наличие в кончике coleоптиля какого-то химического вещества, вызывающего его изгиб. Это вещество собирают на агаровый блок. В. Контрольный агаровый блок не вызывает изгиба coleоптиля: фототропизм обусловлен ауксином — соединением, синтезируемым кончиком coleоптиля. Собранный на агаровый блок ауксин можно перенести на другой coleоптиль, у которого предварительно был удален кончик.

Во всех этих реакциях действуют посредники—гормоны. Классические исследования фототропизма были проведены на *колеоптилях* овса; колеоптиль представляет собой образование, защищающее проростки злаков от повреждения (рис. 19.23). Свет, падающий на колеоптиль с одной стороны, вызывает повышение концентрации ауксина—гормона, ответственного за рост клеток в длину,—в клетках теневой стороны. (По-видимому, часть ауксина переносится с освещенной стороны на теневую, а некоторая его часть разрушается на освещенной стороне под действием света.) В результате на теневой стороне колеоптиля рост клеток растяжением происходит интенсивнее, чем на освещенной стороне, и кончик растущего колеоптиля наклоняется к свету (рис. 19.23).

Апикальное доминирование. У многих видов растений наблюдается явление *апикального доминирования*, состоящее в том, что растущая апикальная меристема подавляет рост пазушных почек, расположенных на этом же стебле, вынуждая их оставаться в состоянии покоя. Это происходит вследствие синтеза ауксина в апикальной меристеме и его транспорта по направлению к основанию растения. Если удалить апикальную меристему, начинается рост пазушных почек; при этом каждая из них образует новую апикальную меристему, дающую начало тканям собственного нового стебля (рис. 19.24). У растения с сильно выраженным апикальным доминированием имеется хорошо развитый главный стебель с несколькими ветвями, тогда как при слабом апикальном доминировании ветви у растения развиты хорошо и оно похоже на куст (рис. 19.25). Садовники часто удаляют апикальную меристему, чтобы придать растению компактную кустовидную форму. При обрезке растения линия среза должна проходить непосредственно над пазушной меристемой, из которой образуются новые ветви; если же над пазушной меристемой оставить часть главного стебля, то образуется некрасивый пенек.

В традиционные методы выращивания табака входит обламывание верхушки растения, т. е. удаление апикальной меристемы, и прищипывание руч-

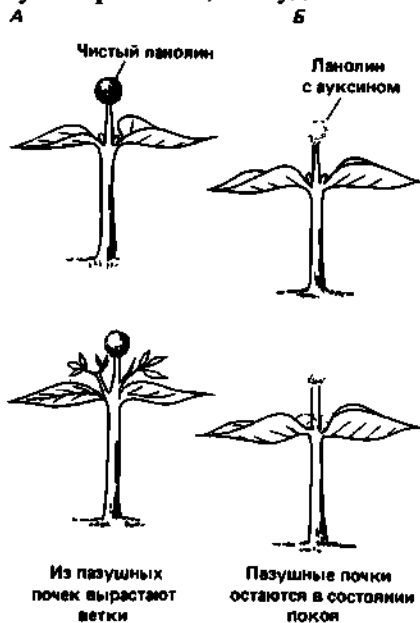


Рис. 19.24. Эксперимент, показывающий, что апикальное доминирование вызывается ауксином. А. Удаление апикальной меристемы вызывает рост пазушных почек. Б. При замене апикальной меристемы раствором ауксина пазушные почки остаются в состоянии покоя. (Почему в эксперименте А к растению прикладывали чистый ланолин?)



Рис. 19.25. Апикальное доминирование и форма дерева. Хорошо выраженное апикальное доминирование у кари овалной (А), имеющей по сравнению с развитием ствола небольшое число боковых ветвей. У клена (Б) ветвей больше,

а у американского вяза (В) — еще больше. Все эти три дерева растут на открытой лужайке. Деревья, растущие в лесу, обычно бывают выше, и ветвей у них меньше, что является результатом конкуренции за свет.

ную пазушных почек. Это направляет рост растения на образование листьев, ради которых выращивают табак, а не на образование стебля. В настоящее время вместо обламывания производят гораздо менее трудоемкое опрыскивание растений химическими соединениями, подавляющими рост пазушных почек на боковых ветвях.

Гербициды. Некоторые синтетические растительные гормоны, такие, как 2,4-Д и ТИБК, можно использовать в качестве гербицидов для борьбы с сорняками на газонах. Однодольные растения, к которым относятся и травы, высеваемые на газонах, гораздо менее чувствительны к этим гормонам, чем двудольные растения, к которым принадлежат и многие широко распространенные сорняки. При правильной дозировке опрыскивание газонов гормонами вызывает неконтролируемый рост двудольных растений и образование уродливых форм, что в конечном счете приводит их к гибели. Гербициды особенно эффективны, если применять их в период активного роста сорняков, когда растения наиболее чувствительны к дополнительным дозам гормонов.

Синтетические растительные гормоны были использованы в качестве гербицидов во Вьетнаме. Опрыскивание с самолетов вызвало дефолиацию (опадение листьев) растений на обширных территориях сельской местности. Оказалось, однако, что содержащийся в этих гормонах в качестве примеси диоксин вызывает нарушения развития плода у животных, кроме того, диоксин попал в питьевую воду и в рыбу — главный источник белка для местного населения. Протесты общественности привели в конечном итоге к запрещению этой программы дефолиации.

Позже исследователи нашли способы уменьшить содержание диоксина в этих гербицидах, что позволило применять их для уничтожения нежелательных лесных деревьев и для борьбы с сорняками на пастбищных угодьях. Однако дальнейшими научными исследованиями было установлено, что диоксин даже в незначительных концентрациях является сильным канцерогеном и, возможно, мутагеном. После того как диоксин был обнаружен в говяжьем жире и в женском молоке, он был запрещен впредь до получения более полных сведений о его свойствах.

Цветение. Переход от вегетативной стадии роста (образование стеблей и листьев) к стадии размножения (образование цветков) сопровождается изменениями в составе растительных гормонов.

Некоторые хорошо знакомые нам растения, например морковь и петрушка, зацветают лишь на второй год, после того как они подверглись воздействию зимних холодов. Цветение можно ускорить, поместив эти растения на несколько недель на холод или обработав их определенными гормонами. Очевидно, воздействие холода вызывает изменения в составе гормонов у этих растений, что в свою очередь стимулирует переход растения из вегетативной фазы развития в репродуктивную.

Многие растения зацветают только при определенном чередовании периодов света и темноты. Как ни странно, это стало ясно только в 1920 г., после того как научными работниками министерства сельского хозяйства США были изучены два вопроса, связанные с цветением у табака. Во-первых, было непонятно, почему растения табака сорта Мэриленд Мамот достигали на полях огромных размеров, но никогда не зацветали; вместе с тем укорененные черенки, перезимовавшие в теплицах, зацветали при гораздо меньших размерах. Во-вторых, почему растения сои зацветали в одно и то же время, даже если фермеры варьировали сроки посева, пытаясь регулировать урожай. Так как все растения табака и сои зацветали в одно и то же время независимо от размеров и возраста, исследователи пришли к выводу, что цветение растений, по-видимому, определяется каким-то фактором внешней среды.

В экспериментах с применением различных температур и различных интенсивностей света не удалось обнаружить связь между началом цветения и этими факторами. Тогда исследователи выдвинули другую гипотезу: возможно, что растения реагируют на изменение длины светового дня, т.е. на фотопериод. Это казалось нелепым, поскольку означало бы, что растение способно измерять время. Однако когда исследователи начали изменять фотопериоды, оказалось, что растения табака и сои зацветали лишь в том случае, если они ежедневно находились на свету не дольше определенного срока. Соответственно их назвали *растениями короткого дня*.

Теперь мы знаем, что их следовало бы называть растениями «длинной ночи», так как установлено, что для перехода к цветению растению необходим



Рис. 19.26. Растения короткого дня: хризантемы (слева) и *Poinsettia* из сем. молочайных (справа).

определенный минимальный период непрерываемой темноты (растение получает его в природе, если при нормальной 24-часовой длине суток день достаточно короткий). Прерывание темнового периода вспышкой света нарушает изменения, происходящие в растении при переходе к цветению. Вот почему, если вы хотите, чтобы ваш филлокактус или *Poinsettia* зацвели к новому году, их следует держать в темной комнате или чулане от захода солнца до рассвета. Обычно достаточно нескольких дней такого режима, чтобы эти растения зацвели.

Дальнейшие эксперименты показали, что существуют также растения *длинного дня*, которым для перехода к цветению необходим световой день не меньше определенной длины. К таким растениям относятся, например, шпинат, редис и ячмень. Растения короткого и длинного дня отличаются не только по фактической длине светового дня, индуцирующей цветение, но и тем, что в первом случае «критическая длина» фотопериода представляет максимум (для растений короткого дня), а во втором – минимум (для растений длинного дня).

Существует также много нейтральных по отношению к длине дня растений, таких, например, как томаты и огурцы. Цветение у них начинается по достижении ими определенного возраста независимо от длины дня.

Созревание плодов. Созревание плодов происходит под влиянием гормона с уникальными свойствами: он представляет собой газ и поэтому может распространяться от одного растения или плода к другому по воздуху. Плодоводам, выращивающим ананасы и манго, уже давно известно, что разведение в саду костров синхронизирует созревание плодов. Мы знаем теперь, что это вызывается присутствием в продуктах горения этого газообразного гормона – *этилена*.

Этилен стимулирует образование в созревающих плодах различных ферментов: одни из них понижают содержание кислот в плодах, другие разрушают пектины, содержащиеся в клеточной стенке, от чего плод становится мягче.

Образование этилена стимулирует созревание, а созревающие плоды в свою очередь выделяют еще больше этилена. Созревание одного плода стимулирует созревание соседних плодов. Перезревание также «заразительно», а поэтому один перезревший плод может погубить весь урожай, поговорке «паршивая овца все стадо портит». Поэтому в настоящее время яблоки часто хранят без доступа воздуха, в помещениях, заполненных двуокисью углерода, которая блокирует действие этилена, выделяемого плодами, и предотвращает его дальнейшее образование.

Кроме того, такие плоды, как бананы, ананасы и цитрусовые, собирают на тропических плантациях зелеными и зелеными грузят на торговые суда. В пути их обрабатывают этиленом, искусственно вызывая таким образом их созревание. Это позволяет избежать убытков из-за перезревания плодов. Однако многие плоды, подвергнутые такой обработке, не так вкусны, как те, которые дозрели естественным путем.

19.6. Вегетативное размножение

Как было показано выше, большинство цветковых растений могут размножаться половым путем. При половом размножении генетическая изменчивость популяций возрастает, что создает возможность для возникновения множества «пробных» комбинаций, которые затем подвергаются естественному

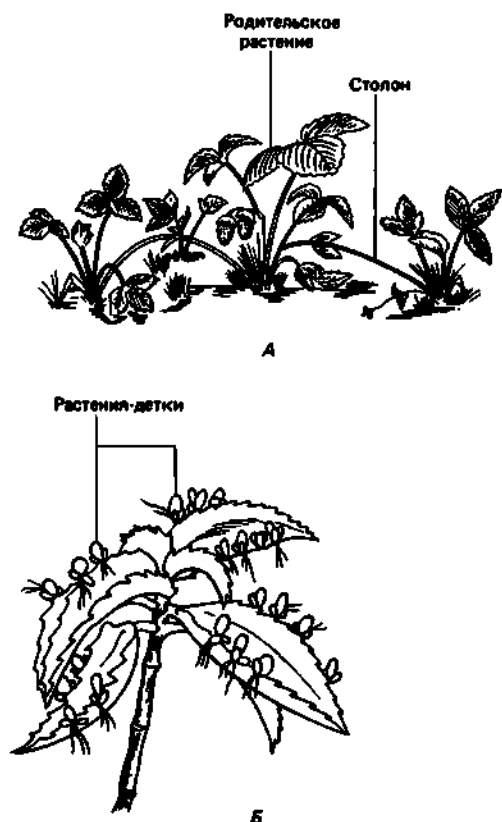


Рис. 19.27. Вегетативное размножение растений. А. Растения земляники образуют побеги, называемые столонами, или усами, которые, достигнув земли, укореняются и образуют новые растения. Б. Листья халанхое образуют по краям крошечные растеньица, которые затем падают на землю и растут самостоятельно.

отбору. У растений часто встречается также и бесполое размножение. Некоторые растения воспроизводятся только бесполом путем с помощью *вегетативного размножения*; при этом новые особи образуются из корней, стеблей или листьев родительского организма (рис. 19.27). При бесполом размножении растение сохраняет определенную комбинацию генов, что делает его хорошо приспособленным к окружающим условиям и дает возможность заселять обширные пространства.

С практической точки зрения вегетативное размножение очень удобно. Многие комнатные растения размножают черенками, т.е. участками корня или стебля, а некоторые — даже отдельными листьями. Так, например, черенки герани и плюща или листья узамбарских фиалок и некоторых представителей толстянковых держат в воде, пока они не дадут корни, а затем сажают в землю. Нарциссы и другие луковичные размножают, выкапывая из земли луковицу после отмирания побега, отделяя от нее образовавшиеся молодые луковицы и рассаживая их по отдельности.

Вегетативным способом размножают такую важную культуру, как картофель. Картофель, который мы едим, — это подземный стебель, или *клубень*. От одного растения картофеля можно получить много потомков, разрезая клубни хорошего качества, оставленные от прошлого урожая, и высаживая эти разрезанные части (при этом каждая часть должна иметь глазок — «почку»). Новые генетические комбинации, образующиеся при половом размножении



Рис. 19.28. Прививка. Успешно осуществленная прививка на яблоне. В месте соединения привоя (верхняя часть) и подвоя (нижняя часть) видно утолщение – каллус. Фотография сделана через несколько лет после прививки.

растений картофеля, обычно дают клубни с более низкими пищевыми качествами. Только селекционеры, занимающиеся выведением новых сортов, выращивают растения картофеля из «настоящих семян», образуемых цветками.

Другой способ искусственного вегетативного размножения – это прививки. При этом привой – черенок или почка растения с желаемыми признаками – сращивают с подвоем – с корневой системой или укорененным стеблем другого растения, у которого предварительно удаляют такой же черенок или почку. Место соединения привоя и подвоя плотно обматывают, чтобы они тесно прилегали друг к другу; вскоре на поверхностях срезов образуются новые клетки, сращивающие привой и подвой в единое целое (рис. 19.28). При этом, однако, каждая часть привитого растения сохраняет свою генетическую природу.

Прививки можно производить между растениями, принадлежащими к одному и тому же или к очень близким видам. Их чаще всего используют для получения кустов роз, виноградной лозы или плодовых деревьев, сочетающих в себе желаемые качества цветков или плодов привоя с сильной, устойчивой к болезням корневой системой подвоя. Так, например, в 1860 г. во Франции выкорчевали большую часть виноградников и привили местные сорта винограда на корневую систему (подвой) американских сортов, чтобы защитить их от вредителей, пожирающих корни. Эти насекомые, случайно завезенные из Америки, чуть не погубили все виноделие Франции. Такие сорта яблок, как Ред Делишиос, Голд Делишиос и Макинтош, были выведены с помощью прививок, причем во всех случаях при этом были использованы отдельные деревья, самопроизвольно выросшие из падалицы и случайно обладавшие набором желаемых признаков. Для получения карликовых плодовых



Рис. 19.29. Растеньица, выросшие в лабораторных условиях из меристематических клеток хризантемы. (Robert W. Langhans.)

деревьев черенок прививают на корневую систему родственных видов. Например, карликовое дерево груши получили, привив грушу на корневую систему айвы. Так были созданы карликовые яблони или груши с пятью или шестью привитыми черенками разных сортов, которые дают плоды с различными свойствами.

В настоящее время созданы новые замечательные методы вегетативного размножения, при которых из клеток, выращиваемых в лабораторных культурах, получают целое растение (рис. 19.29). Клетки эти выращивают в условиях, вызывающих высокую частоту мутаций. Исследователи берут клетки от растений, обладающих многими желаемыми качествами, и помещают их в культуру, где они размножаются и мутируют; затем из полученных в результате всего этого клеток выращивают новые растения. Такие растения генетически очень близки (ближе, чем потомки, полученные половым путем), но они могут различаться по некоторым важным признакам, таким, например, как устойчивость к засухе или к некоторым болезням. Этот метод позволяет селекционерам как бы «настраивать» генетический аппарат сельскохозяйственных растений. Исследователи используют также методы рекомбинации ДНК, позволяющие комбинировать отобранные гены различных растений, объединяя их в одной клетке. Выращивая из таких клеток много новых растений, мы сможем в скором времени получать растения, обладающие более ценными пищевыми качествами или высокой урожайностью при меньших затратах удобрений и пестицидов.

Краткое содержание главы

Цветок представляет собой группу видоизмененных листьев, приспособленных к выполнению различных функций в процессе полового размножения. Важнейшими этапами полового размножения у цветковых растений являются опыление, двойное оплодотворение и последующий рост эндосперма и зародыша. При этом родительское растение поставляет питательные вещества, запасаемые эндоспермом, и образует защитные ткани. Защитная ткань семени развивается из стенки семязачатка, а плод – из завязи. В размножении растений иногда принимают участие животные, перенося пыльцу или распространяя семена в новые области. Однако у многих растений одну или обе эти функции выполняет ветер.

В начале жизни растения все его клетки способны к делению. Позднее происходит дифференцировка и специализация клеток, и они теряют способность к делению. Клетки, сохраняющие способность к делению, образуют меристемы, локализованные в разных участках растения. Корни и побеги растут в длину за счет деления клеток верхушечной меристемы, после чего вновь образовавшиеся клетки проходят стадии растяжения и дифференцировки. Пазушная меристема дает начало боковым ветвям стебля, а в результате деления клеток меристемы, лежащей непосредственно под корой деревянистых стеблей и корней, эти части растения увеличиваются в диаметре.

Растительные гормоны контролируют рост и развитие, обуславливая явления тропизмов, апикального доминирования, образования цветков, а также образования и созревания плодов.

В результате полового размножения у растений-потомков возникают новые комбинации генов. Такие комбинации часто бывают менее желательны, как для человека, так и для растения, чем генетический состав родительских растений. Многие растения можно размножать вегетативным путем, при котором особенно желательные комбинации генов сохраняются. Вегетативное размножение может дополнить или даже заменить половое размножение. Человек размножает многие растения вегетативным путем, используя черенки или прививки. Кроме того, можно вмешиваться в половое размножение многих видов, с тем чтобы получать растения, удовлетворяющие требованиям человека.

Проверьте себя

1. Какая из перечисленных ниже частей цветка несет защитные функции?
 - а) тычинка;
 - б) завязь;
 - в) чашелистик;
 - г) кожура семени;
 - д) пестик.
2. Заполните пропуски в тексте, используя слова из приведенного ниже перечня.

При половом размножении цветковых растений пыльца, образующаяся в _____, попадает на _____ и благодаря росту _____ достигает яйцеклетки, локализованной в _____ внутри _____. Слияние ядер яйцеклетки и пыльцевого зерна называется _____. Молодое растение но-

вого поколения, или _____, развивается, окруженное _____, которая образовалась из _____. Она в свою очередь окружена _____, образовавшейся из _____.

Семядоля	Семязачаток	Пыльцевая трубка	Тычинка
Зародыш	Завязь	Опыление	Рыльце
Оплодотворение	Пестик	Кожура семени	Столбик
Плод	Пыльца	Чашелистик	

3. Какая часть семени бобового растения имеет самый большой вес?
 - а) осевая часть зародыша;
 - б) семядоля;
 - в) кожура семени;
 - г) зачатки первых настоящих листьев.
4. Расположите в правильной последовательности события, происходящие при росте отдельных частей корня:
 - а) деление клеток;
 - б) ответвление боковых корней от главного корня;
 - в) дифференцировка клеток;
 - г) растяжение клеток.
5. Являются ли перечисленные ниже признаки характерными признаками однодольных или двудольных растений или же они присущи обоим этим группам?
 - _____ а) корни с корневым чехликом;
 - _____ б) цветки;
 - _____ в) сетчатое расположение жилок в листе;
 - _____ г) две семядоли;
 - _____ д) интеркалярная меристема.
6. Годовой прирост в длину молодого побега древесного растения можно определить по расстоянию между:
 - а) кольцами, образованными рубцами почечных чешуй;
 - б) листовыми рубцами;
 - в) пазушными почками;
 - г) ветками;
 - д) любыми из перечисленных выше структур.
7. Зацветание некоторых растений только в условиях короткого дня представляет собой пример:
 - а) апикального доминирования;
 - б) положительного фототропизма;
 - в) отрицательного фототропизма;
 - г) фотопериодизма.
8. Прививки используют для размножения растений, так как:
 - а) это более быстрый способ, чем выращивание из семени;
 - б) при этом сохраняется желаемый набор генетических признаков;
 - в) образующиеся плоды сочетают в себе генетические признаки обоих родительских растений;
 - г) здоровые растения способны самопрививаться, что резко повышает их воспроизведение;
 - д) растение может дать гораздо больше черенков, чем семян.

Вопросы для обсуждения

1. Поясните выражение: «Чем больше растение растет, тем больше у него возможностей для роста». Что неверно в этом утверждении?
2. Какое значение имеет формирование корневых волосков в зоне дифференцировки, а не в зоне растяжения, верхушечной меристеме или корневом чехлике?
3. На коре дерева диаметром 10 см сделана зарубка на высоте 1,5 м от земли. На какой высоте окажется эта зарубка спустя 10 лет, если дерево каждый год становится выше на 0,5 м?
4. Первыми в цветке развиваются чашелистики, затем лепестки, за ними тычинки и в последнюю очередь образуется пестик (пестик). Каковы преимущества такого последовательного развития по сравнению с программой, при которой все части цветка развивались бы одновременно?
5. Объясните, каким образом археологи устанавливают развитие древних поселений по остаткам бревен, из которых состоят различные строения в этих поселениях?
6. Почему яблоки, апельсины и грейпфруты лучше держать в полиэтиленовых пакетах с отверстиями, чем без отверстий?
7. У некоторых видов деревьев экземпляры, растущие вблизи уличных фонарей, осенью вступают в стадию покоя позднее, чем другие деревья того же вида. Чем можно объяснить это явление?
8. В чем смысл адаптации к запрограммированной гибели листьев осенью у древесных растений? В чем смысл запрограммированной гибели всего растения фасоли или гороха целиком?
9. Растения, получающие слишком много удобрений, особенно удобрений, богатых азотом, часто цветут очень плохо или совсем не зацветают и не запасают питательных веществ. Вместо этого у них начинается усиленный вегетативный рост. Дает ли это растению какое-либо адаптивное преимущество?
10. Такие растения, как одуванчик и ястребинка, утратили способность к половому размножению, но они все же образуют цветки и в их семязатках развиваются семена без мейоза или оплодотворения. Каковы преимущества такой системы по сравнению с более обычными способами вегетативного размножения?
11. Семена гибридных сортов сахарной кукурузы приходится ежегодно закупать у селекционеров. Если высеять семена, взятые из гибридных початков, то получаются растения с очень разнообразными признаками вместо желаемой однородности. Попытайтесь объяснить это явление, воспользовавшись тем, что вам известно о законах Менделя (см. гл. 16).

Очерк. Козволюция цветков и их опылителей

Эволюционный успех цветковых растений в значительной степени можно объяснить тем, что они возникли после того, как на Земле прочно обосновались животные. Цветковые растения и животные оказывают друг на друга сильное селективное давление, причем как те, так и другие во многом опреде-



Рис. 19.30. Темно-пурпурные и желтые пятнышки на лепестках этих цветков анютиных глазок служат «указателями нектара», направляющими опылителей к центру цветка.

ляют эволюцию своих «партнеров». Много ярких примеров такой *ковволюции* дают различные системы опыления.

Среди животных наиболее важными опылителями являются пчелы. Опыление цветка пчелами выгодно ему в различных отношениях. Пчелы составляют многочисленную и широко распространенную группу организмов. При этом многие из них целиком зависят от пищи, получаемой от цветков, и поэтому они очень активно трудятся, перелетая с цветка на цветок и собирая нектар и пыльцу (рис. 19.31), необходимые им как для поддержания собственной жизни, так и для кормления личинок. Особенности поведения пчел делают их очень желательными опылителями. Пчелы быстро научаются распознавать



Рис. 19.31. Единственным источником пищи шмелей служат цветки растений, с которых они собирают и пыльцу, и нектар.



Рис. 19.32. Бабочка пьет нектар цветков. Однако большую часть питательных веществ она получает от листьев растений, которые она поедает на стадии гусеницы. (William Camp.)

различные виды цветков и в течение длительных периодов сохраняют приверженность лишь к какому-либо одному виду. Они посещают цветки в течение всего вегетационного периода, оставаясь активными даже при очень низких температурах, при которых большинство других насекомых теряет подвижность.

К другой важной группе опылителей относятся различные бабочки, встречающиеся во всех частях земного шара. Однако, поскольку нектар служит им пищей лишь на кратковременной взрослой стадии, эффективность этих насекомых в качестве опылителей ниже, чем у пчел. Значительная часть бабочек



Рис. 19.33. Цветки филлокактуса обладают рядом приспособительных признаков к опылению при участии колибри. Тычинки и пестик сильно выступают наружу и касаются головы птицы, когда она своим длинным клювом пытается достать нектар из трубочки, образуемой лепестка-

ми цветка. Так как птица во время питания держится в воздухе, у цветка нет «платформы», на которую бы она опиралась. Птиц привлекает также красный цвет (глаза насекомых мало чувствительны к красному цвету). (William Camp.)

ведет ночной образ жизни, поэтому цветки растений, которые они опыляют, обычно бывают окрашены в светлые тона, различимые при тусклом освещении. Цветки некоторых растений, например *Nicotiana* (сем. пасленовых), испускают аромат только ночью, когда активны опыляющие их бабочки. В отличие от этого цветки, опыляемые дневными бабочками, окрашены преимущественно в яркие цвета и хорошо заметны днем.

Хотя многие бабочки, как дневные, так и ночные, собирают нектар с цветков более одного вида, в каждый данный отрезок времени они обычно ограничиваются каким-то одним видом. Так, например, бражники примерно в течение пяти дней кормятся на цветках льнянки, а затем переключаются на подмаренник. Такое постоянство выгодно как растениям, так и насекомым. Растению это важно потому, что насекомое, вероятнее всего, перенесет его пыльцу на другой цветок того же вида. Это выгодно и опылителям, так как они «настраиваются» на определенные сигналы, идущие от цветков, что помогает им в дальнейшем легче находить другие цветки этого вида, игнорируя сигналы, исходящие от конкурирующих «ресторанов».

Многие виды птиц питаются нектаром, дополняя свою диету насекомыми. Однако часто птицы добывают нектар, прокалывая стенку трубчатого цветка и не захватывая с собой пыльцу, что совершенно невыгодно растению. Такая ситуация, возможно, послужила одним из давлений отбора, под действием которого в процессе эволюции цветок достиг такой формы, что птицам стало легче добираться до нектара, заняв такое положение, при котором они должны непременно соприкоснуться с пыльцой.

Самую большую группу птиц-опылителей составляют 300 видов колибри. Они почти всегда питаются на лету, зависая перед цветком в трепещущем полете и используя длинный клюв и трубкообразный язык для того, чтобы достать нектар, находящийся в глубине цветка. Цветки, опыляемые с помощью колибри, обычно имеют длинные рыльца, на которые попадает пыльца с головы птиц (рис. 19.33). Такой способ питания требует настолько точного соответствия между длиной клюва птицы и глубиной трубки цветка, что во многих случаях каждый вид колибри способен добывать нектар лишь из цветков растений определенного вида; особенно сильно это выражено в тропических областях.

Часть пятая

Животные

Глава 20

Размножение и развитие человека

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Назвать основные половые органы мужчины и женщины и охарактеризовать функции каждого органа.
2. Описать процесс образования гамет и объяснить, как проходит начало беременности.
3. Назвать три первых этапа развития зародыша и указать наиболее важные события, происходящие на каждом этапе.

Изучая гл. 8, мы узнали, что некоторые животные способны к бесполому размножению. У разных видов бесполое размножение происходит по-разному. Новый организм может развиваться из яйца, почки или каких-либо других частей родительского организма.

Почти все животные способны к половому размножению (в том числе и большинство видов, обычно размножающихся бесполым путем). Хотя события, предшествующие половому размножению, у разных животных носят различный характер, все они ведут к одному и тому же: к слиянию двух несходных репродуктивных клеток, или *гамет*, в процессе оплодотворения. Женская гамета, или *яйцо*, содержит запас питательных веществ для зародыша, а также вещества, регулирующие стадии зародышевого развития. Поэтому яйцо сравнительно велико и малоподвижно. В отличие от яйца мужская гамета, или *сперматозоид*, способна активно перемещаться. Таким образом, мужская и женская гаметы по своим свойствам дополняют одна другую и их эволюция протекала совместно (рис. 20.1).

У большинства животных мужская и женская гаметы образуются разными родительскими особями, анатомия, физиология и поведение которых должны быть согласованы, с тем чтобы гаметы образовались в должное время и встретились друг с другом в должном месте.

Для большинства водных животных характерно наружное оплодотворение: яйцеклетки и сперматозоиды (икра и молоки) выбрасываются в воду, где они должны встретиться. Для того чтобы такая система размножения успешно действовала, самцы и самки должны одновременно оказаться в одном и том же месте и выбросить свои гаметы в воду также одновременно. Такая согласованность достигается в результате взаимодействия между средовыми

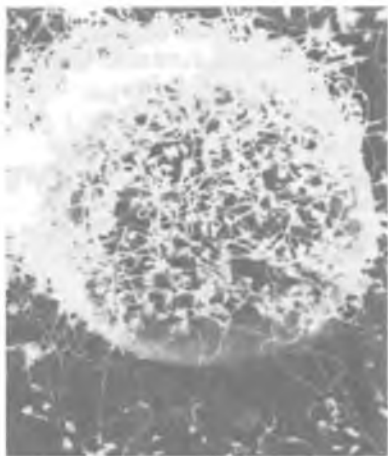


Рис. 20.1. Яйцо морского ежа, окруженное массой сперматозоидов. Неподвижная яйцеклетка выглядит огромной по сравнению с крошечными сперматозоидами, каждый из которых состоит из сферической головки и нитевидного хвоста. Для оплодотворения одного яйца необходимы тысячи сперматозоидов (см. разд. 20.3). (Biophoto Associates.)

стимулами и гормональными механизмами. Так, например, у одного вида морских червей гормональные циклы устроены таким образом, что готовность к размножению наступает у них раз в месяц на протяжении нескольких месяцев в году. Внешним стимулом к размножению служит полнолуние: готовые к размножению самцы и самки всплывают на поверхность моря в течение нескольких часов после восхода полной луны. Самки выбрасывают в воду яйца, которые в течение нескольких минут фосфоресцируют, озаряя море мерцающим зеленоватым светом. Самцы устремляются на этот свет и, достигнув его, выделяют сперму. Синхронизация гормонального цикла с поведением, стимулируемым полнолунием, а также способность яйцеклеток к фосфоресценции обеспечивают встречу гамет для оплодотворения. (Почему репродуктивное поведение этих червей, так же как и репродуктивное поведение многих других видов морских растений и животных, связано с лунным циклом? Как полагают, причина здесь в том, что с лунным циклом связана также высота приливов. Размножаясь в период, когда прилив достигает определенной высоты, родительские особи обеспечивают расселение потомства по новым местообитаниям с помощью приливов и океанических течений.)

У морских червей «ухаживание», или брачное поведение, приводящее к оплодотворению, сведено к минимуму. У животных с внутренним оплодотворением брачное поведение часто бывает более сложным. При внутреннем оплодотворении самец вводит сперму в организм самки, где происходит оплодотворение. И в этом случае брачное поведение определяется взаимодействием между внешними и гормональными стимулами. Каждое животное своим брачным поведением информирует потенциального партнера о своей принадлежности к противоположному полу того же вида, и это приводит к тому, что самец передает сперму самке, а самка принимает ее. У кальмаров и пауков самец завершает церемонию ухаживания, передавая самке специальный мешочек со спермой. У других беспозвоночных, а также у акул, рептилий, птиц и млекопитающих брачное поведение стимулирует копуляцию (спаривание), при которой сперма непосредственно переносится из тела самца в тело самки. (У некоторых, но не у всех животных этот перенос совершается при помощи специального органа — мужского полового члена, или пениса.)

В результате слияния гамет при оплодотворении образуется *зигота* — клет-

ка становится способной к самостоятельному существованию, лишь претерпев процесс зародышевого развития. В процессе зародышевого развития происходят события трех разных типов: во-первых, зигота многократно делится, образуя множество клеток; во-вторых, эти клетки дифференцируются (т.е. становятся непохожими друг на друга), превращаясь в эпителиальные, печеночные, костные и другие клетки взрослого организма; в-третьих, клетки зародыша перемещаются, образуя разнообразные структуры, придающие отдельным тканям, органам и организму в целом их характерную форму.

В этой главе мы рассмотрим размножение человека и процесс его зародышевого развития. Так как экспериментирование с зародышами человека недопустимо, большая часть наших знаний о процессе собственного развития основана на изучении других животных. Это возможно благодаря тому, что процесс зародышевого развития имеет много черт, общих для всех животных.

20.1. Женские половые органы

Наружные женские половые органы известны под общим названием вульвы. В процессе развития женского зародыша клитор формируется из того же зачатка, что и пенис в мужском зародыше. Следует указать, что мочеиспускательный канал, ведущий из мочевого пузыря наружу, и влагалище, ведущее из половых путей наружу, открываются у человека двумя самостоятельными отверстиями. Среди всех позвоночных такое разделение характерно только для самок высших млекопитающих. У девочек отверстие влагалища закрыто тонкой складкой ткани, называемой девственной плевой, или гименом. В ней имеется щель, через которую выходят наружу менструальные выделения. Девственная плева, вероятнее всего, несет защитные функции, хотя во многих случаях она практически отсутствует.

Внутренние женские половые органы состоят из яичников, фаллопиевых труб (яйцеводов), матки и влагалища (рис. 20.2). В парных яичниках образуются яйцеклетки. В яичниках новорожденной девочки содержится весь запас яйцеклеток¹. Яйцеклетки могут повреждаться в любой момент жизни женщины, и эти повреждения могут накапливаться. Таким образом, повреждения яйца потенциально наносят больший ущерб плодовитости, чем повреждение сперматозоидов в семенниках, поскольку семенники продолжают продуцировать все новые и новые сперматозоиды на протяжении длительного периода после наступления половой зрелости.

Созревшее яйцо выходит из яичника в брюшную полость – происходит овуляция. Затем с токами жидкости, которые создаются биением ресничек эпителиальных клеток, выстилающих фаллопиевы трубы, оно поступает в эти трубы и продвигается по направлению к матке. Оплодотворение обычно происходит в фаллопиевой трубе, примерно на полпути от яичника к матке. Если яйцеклетка остается неоплодотворенной, она разрушается при прохождении через матку.

Матка представляет собой эластичный орган с мышечными стенками. Ее главная функция – обеспечить развитие зародыша и вытолкнуть его наружу в процессе родов. Матка нерожавшей женщины по форме и размерам напо-

¹ В организме новорожденной девочки имеется около 1 млн. яйцеклеток, но примерно две трети из них погибают до того, как она достигает половой зрелости, а большая часть остальных погибает в последующие десятилетия. Всего лишь 400–500 яйцеклеток овулируют, прежде чем женщина теряет способность к деторождению (наступает менопауза).

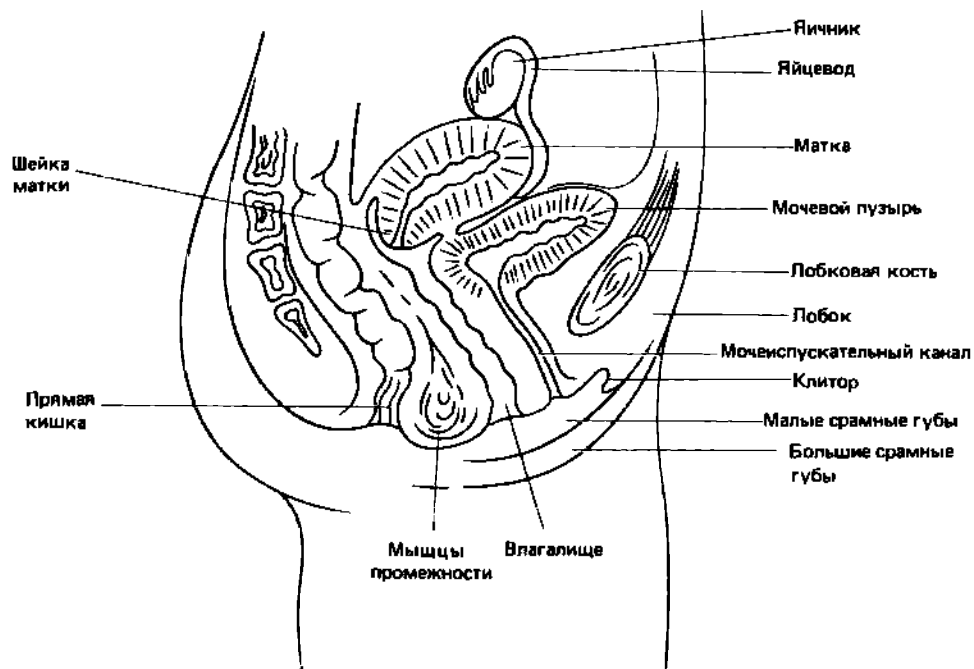


Рис. 20.2. Внутренние женские половые органы.

минает грушу. Матка заканчивается *шейкой*, открывающейся во влагалище и выступающей в него. В шейке расположены самые мощные сфинктеры человеческого тела. (*Сфинктеры* – это кольцевые мышцы, которые, сокращаясь, уменьшают зев матки. Сфинктеры окружают также анальное отверстие и отверстие мочеиспускательного канала.) Мышцы шейки должны быть сильными, чтобы удерживать в матке плод и околоплодную жидкость, вес которых достигает 6–7 кг, пока не наступит время рождения ребенка.

Эластичное мышечное влагалище, куда во время полового сношения вводится пенис, служит также путем, через который появляется на свет ребенок.

20.2. Мужские половые органы

В половых железах мужчин – семенниках, или яичках – с момента наступления половой зрелости и до самой смерти образуются *сперматозоиды*. По неизвестной причине у млекопитающих температура, необходимая для образования сперматозоидов, должна быть ниже температуры тела. У млекопитающих семенники обычно лежат в *мошонке* – специальном кожно-мышечном мешке, расположенном не в полости тела, а вне ее. В процессе эмбриогенеза семенники развиваются в брюшной полости и опускаются в мошонку через специальный канал в брюшной стенке незадолго до рождения. (Наличие этого канала, соединяющего брюшную полость с мошонкой, объясняет, почему у мужчин чаще, чем у женщин, встречается паховая грыжа – дефект в мышечном слое стенки живота.)

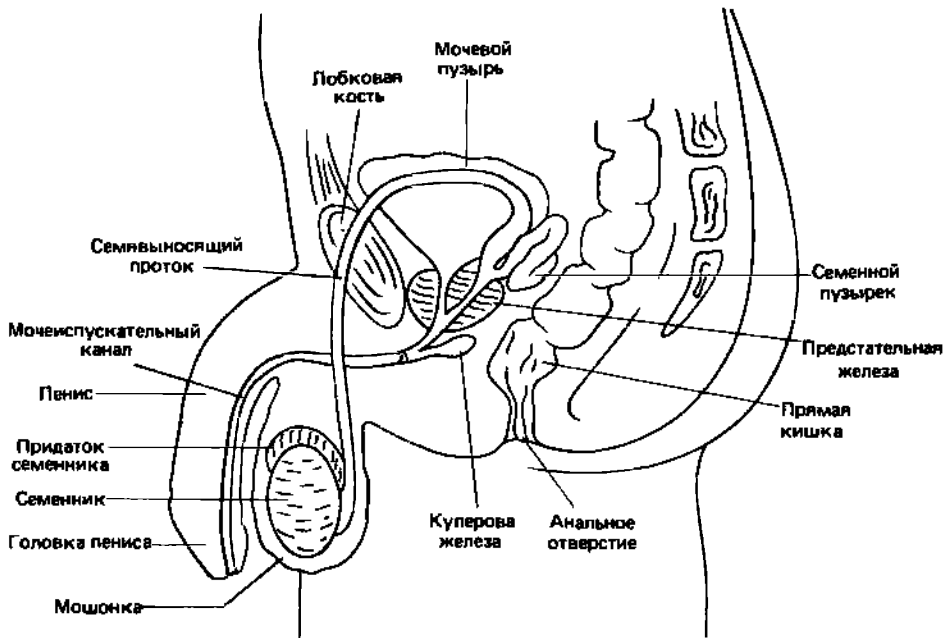


Рис. 20.3. Схема сагиттального разреза через область таза мужчины, показывающая строение мужских половых органов.

В результате мышечных сокращений зрелые сперматозоиды выталкиваются из семенника в семявыносящий проток (рис. 20.3). Затем они смешиваются с секретом предстательной железы и других желез и образуют семенную жидкость (сперму), которая выходит наружу через мочепускающий канал (у мужчин семенная жидкость и моча выводятся по одному каналу). Этот канал почти целиком лежит внутри пениса – специального органа, предназначенного для введения спермы во влагалище.

20.3. Физиология полового акта

В момент копуляции (у людей ее обычно называют половым актом) мужчина вводит сперму в половые пути женщины. Для того чтобы пенис можно было ввести во влагалище, должно произойти хотя бы частичное его напряжение – эрекция, возникающая при половом возбуждении. Половое возбуждение может быть вызвано разными способами. Особенно эффективным обычно оказывается тактильное раздражение определенных участков тела – эрогенных зон; наиболее возбудимые из них – наружные половые органы и особенно головка пениса. При возбуждении пещеристые тела пениса наполняются кровью, в результате чего и наступает эрекция (рис. 20.4).

У женщин половое возбуждение также может быть вызвано различными стимулами. Наиболее чувствителен к прикосновению клитор. При половом возбуждении у женщин наружные половые органы набухают из-за приливающей к ним крови, а стенки влагалища выделяют особую слизь, которая играет роль смазки, облегчая введение пениса.

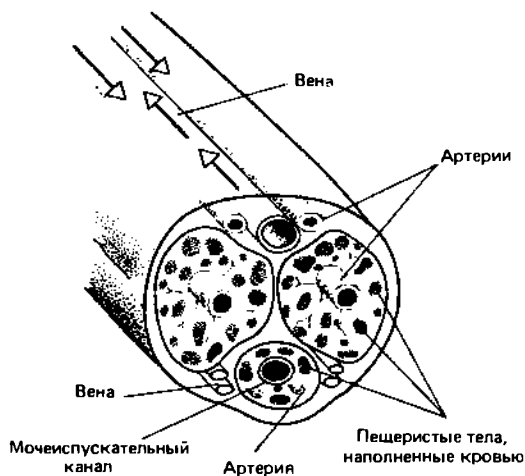


Рис. 20.4. Пенис в поперечном разрезе. Во время эрекции пещеристые тела наполняются кровью, вены частично сжимаются и отток крови из пениса уменьшается. Давление крови увеличивает размеры пениса и придает ему твердость.

Физиологической кульминацией тактильной стимуляции, в частности головки пениса и клитора, является *оргазм*. В момент оргазма учащаются пульс и дыхание, повышается кровяное давление; происходит резкое непроизвольное сокращение мышц; у мужчин мышцы стенок семявыносящего протока и других семенных канальцев сильно сжимаются, и сперма извергается наружу — происходит *эякуляция*. Ни оргазм, ни другие характерные для полового акта ощущения, вообще говоря, не являются необходимыми условиями для оплодотворения. Часто небольшое количество спермы выделяется еще до эякуляции, и этого количества может оказаться достаточно для оплодотворения яйцеклетки.

20.4. Гормоны и размножение

Почти у всех животных основную роль в регуляции процесса размножения играют гормоны. Мужские половые гормоны, стимулирующие развитие мужских половых признаков, называются *андрогенами*. Самый важный андроген — *тестостерон* — вырабатывается семенниками, остальные андрогены — *надпочечниками*, особыми железами, расположенными, как следует из названия, над почками.

У мальчиков до достижения половой зрелости, наступающей обычно между 10 и 14 годами, семенники не функционируют. После достижения половой зрелости функция семенников стимулируется двумя гормонами — *фолликулостимулирующим* (ФСГ) и *лютеинизирующим* (ЛГ), выделяемыми гипофизом (см. рис. 23.26). В ответ на действие этих гормонов семенники выделяют тестостерон, который в свою очередь вызывает увеличение размеров яичек и образование сперматозоидов. Тестостерон стимулирует также развитие вторичных мужских половых признаков, т.е. признаков, непосредственно не связанных с процессом размножения, но характерных для нормального взрослого мужчины. К вторичным половым признакам относятся волосяной покров на лице и других частях тела, низкий тембр голоса и характерное телосложение.

В средние века, когда были популярны произведения для высоких мужских голосов, некоторые владетельные особы держали при своих дворах хоры из

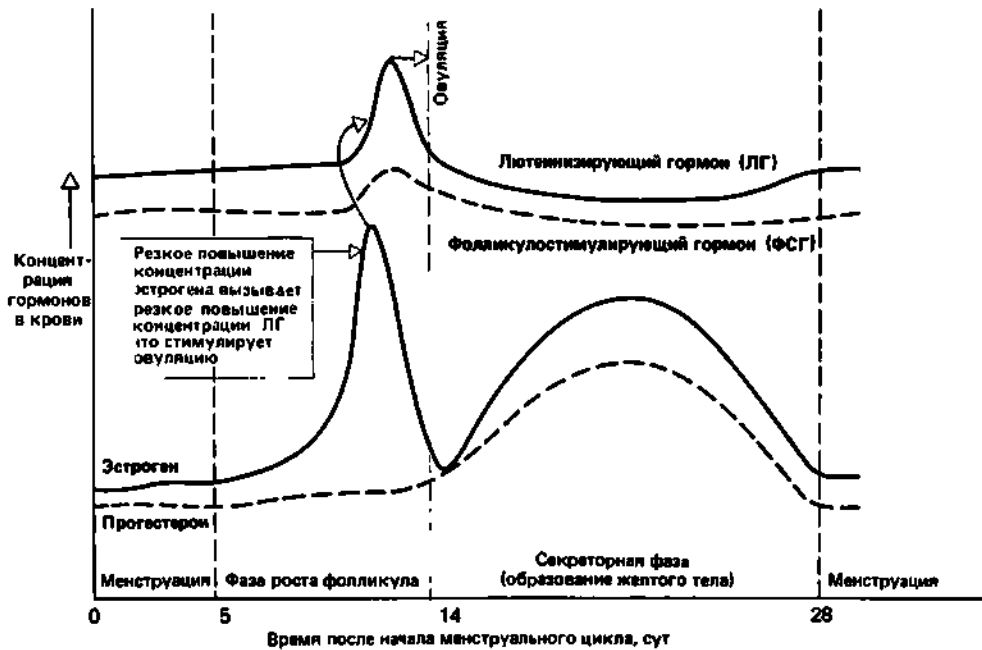


Рис. 20.5. Уровень половых гормонов в крови на протяжении одного менструального цикла, если беременность не наступила. На секрецию каждого гормона влияет уровень одного или двух других (см. текст).

певцов-кастратов (мужчин, которым в детстве удалили семенники). Поскольку тестостерон в организме при этом не вырабатывался, такие мальчики, став взрослыми, сохраняли высокие голоса. Кастратов использовали также в качестве стражей и слуг в гаремах (евнухи). У мужчин, лишенных женского общества, например, во время длительных экспедиций в Антарктике, снижается выработка тестостерона, в результате чего борода у них, например, растет медленнее, чем при нормальной жизни.

Женские гормоны регулируют развитие вторичных женских половых признаков и менструальные циклы. Как и у мужчин, после достижения половой зрелости гипофиз женщин начинает выделять фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны, стимулирующие развитие вторичных половых признаков и начало менструальных циклов, которые затем продолжают на протяжении 30–40 лет до наступления менопаузы. Гормональная регуляция менструального цикла определяет плодовитость женщин.

Общезвестно, что продолжительность менструального цикла может варьировать, однако нормальный, или «модельный», цикл составляет 28 дней. Отсчет дней начинается от первого дня менструации (рис. 20.5). В начале цикла выработка гипофизом фолликулостимулирующего гормона повышается. Этот гормон вызывает в яичнике образование *фолликула*, представляющего собой яйцеклетку, окруженную особыми фолликулярными клетками. Зрелый фолликул выделяет другой гормон, *эстроген*. Появление эстрогена стимулирует секрецию гипофизом лютеинизирующего гормона. Этот гормон вместе с фолликулостимулирующим гормоном вызывает окончательное созревание фолликула, завершающееся *овуляцией* — разрушением фолликула и выходом из

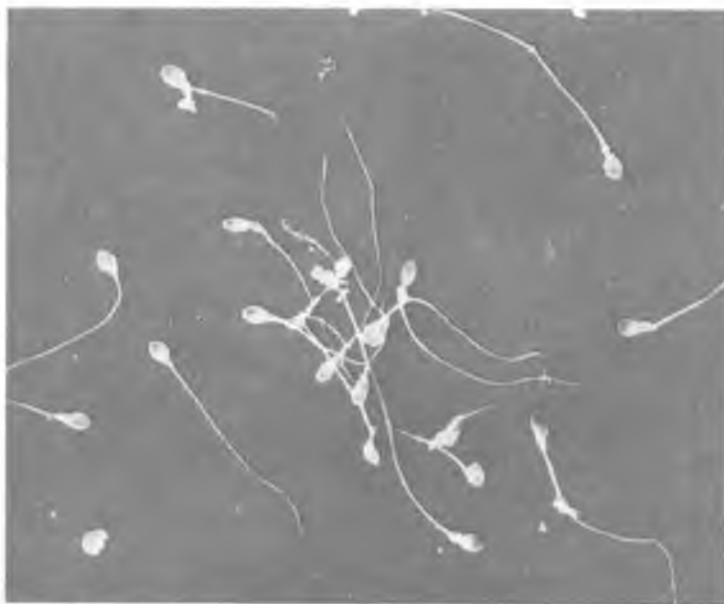


Рис. 20.6. Сперматозоиды морского ежа. Каждый сперматозоид состоит из округлой головки, содержащей ядро, шейки, в которой находятся митохондрии, вырабатывающие необходимую для движения энергию хвостика в виде жгутика. (Biophoto Associates.)

него зрелой яйцеклетки. Это происходит примерно на 14-й день цикла. Под действием лютеинизирующего гормона клетки разрушенного фолликула растут и образуют желтое тело, которое также выделяет эстроген и, кроме того, еще один гормон – прогестерон. Прогестерон и эстроген стимулируют слизистую оболочку матки – эндометрий, вызывая ее утолщение и секрецию богатой питательными веществами жидкости, т.е. приводят матку в состояние готовности к имплантации оплодотворенной яйцеклетки. Эти гормоны подавляют также выделение гипофизом фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов. При снижении концентрации этих гормонов стимуляция желтого тела прекращается, и оно претерпевает обратное развитие. В конце концов выделение прогестерона и эстрогена уменьшается настолько, что эндометрий отторгается и выходит наружу в составе менструальных выделений. В отсутствие гормонов желтого тела, подавлявших секрецию гипофизарных гормонов, секреция ФСГ и ЛГ возобновляется и цикл повторяется.

Некоторые женщины испытывают боли в менструальный период, а иногда во время овуляции. Другие, напротив, плохо себя чувствуют непосредственно перед началом менструаций, возможно, вследствие высокого содержания в крови прогестерона и эстрогена в это время.

Беременность возникает в том случае, если овулировавшую яйцеклетку оплодотворит сперматозоид (рис. 20.6). По-видимому, яйцеклетка может быть оплодотворена в течение менее чем суток после овуляции; что же касается сперматозоидов, то они сохраняют способность оплодотворять яйцеклетку примерно в течение двух суток после эякуляции. Попав во влагалище, сперматозоиды движутся через шейку матки и матку в фаллопиевы трубы. Если в это время в трубе есть яйцеклетка, то она обычно оплодотворяется. Оплодотворенная яйцеклетка начинает последовательно делиться, образуя новые

клетки. Скопление делящихся клеток, так называемая *морула*, спускается в матку. Здесь она имплантируется в стенку матки, что дает начало всем связанным с беременностью изменениям.

Беременность протекает под контролем гормонов, выделяемых *плацентой* – особым органом, образуемым частично за счет стенки матки, а частично за счет зародыша. Плацента выделяет гормон, препятствующий наступлению следующего после оплодотворения менструального цикла, так что после того, как началось развитие одного зародыша, новый зародыш возникнуть уже не может. В случае гибели или аномального развития зародыша секреция плацентарных гормонов обычно прекращается. Это делает возможным начало нового менструального цикла, а погибший или аномальный зародыш абортруется. Считается, что таким образом абортруется около 60% зародышей, причем происходит это часто на таких ранних стадиях развития, что женщина просто не знает о начавшейся беременности.

После всего сказанного выше уже не покажется неожиданным, что момент родов определяется гормонами, которые выделяет развивающийся плод. Однако важно, чтобы ребенок рождался на свет лишь тогда, когда он достигнет соответствующей стадии развития, а не в какое-то время, определяемое эндокринной системой матери. Надпочечники зародыша, достигшего этой стадии развития, выделяют гормоны, и это служит сигналом к началу родов.

В течение часа после рождения ребенка происходит изгнание плаценты. Самки многих млекопитающих поедают свою плаценту. Это важно, поскольку съеденные с плацентой гормоны стимулируют характерное материнское поведение (управляют материнским инстинктом).

Отторжение плаценты при родах стимулирует гипофиз матери к секреции гормона, инициирующего *лактацию* – образование молока млечными железами. Однажды начавшись, процесс лактации саморегулируется: чем больше молока высасывает младенец, тем больше его образуется через 24 ч – к неудобству и неудовольствию тех кормящих матерей, которые бывают вынуждены выходить из дома по делам или на работу.

20.5. Противозачаточные средства

С доисторических времен женщины (как, впрочем, и животные, в особенности общественные) регулировали размножение, с тем чтобы число детей соответствовало возможностям родителей прокормить и вырастить их. Например, у хищных птиц самый слабый птенец в гнезде обычно получает пищу последним. Если пищи много, то он получает ее в достаточном количестве и благополучно выживает; если же пищи мало, то слабейшему она не достается и он погибает первым. У некоторых видов при недостатке пищи более крупные птенцы даже забивают слабейших. Таким образом, драгоценная энергия не растрачивается на потомков, которым не суждено выжить.

На протяжении веков наиболее распространенными методами регуляции численности популяции у людей были аборты, длительное кормление грудью, позднее вступление в брак и детоубийство. Уже в древнеримских текстах упоминаются такие противозачаточные средства, как презервативы из кожи и из свиного мочевого пузыря, а также губки, которые вводили во влагалище.

В строгом смысле слова *противозачаточными средствами* называются такие средства, которые предотвращают оплодотворение. Однако стопроцентную гарантию дают лишь воздержание и стерилизация. Следующее по надежности средство – противозачаточные таблетки, если их правильно применять. Та-

блетки содержат синтетические эстроген и прогестерон. Присутствие этих гормонов в крови в определенном количестве предотвращает овуляцию, и беременность не возникает, поскольку нет яйцеклетки, которая могла бы быть оплодотворена. Женщины принимают таблетки ежедневно в течение трех недель, а затем делают недельный перерыв, во время которого уровень гормонов в крови понижается и начинается менструация.

Риск для здоровья при приеме этих таблеток примерно такой же, как при беременности, поскольку повышение уровня прогестерона в крови вызывает состояние, сходное с беременностью. Возрастает вероятность повышения кровяного давления и образования тромбов. Результаты недавних исследований показали, что повышение содержания эстрогена в крови от приема противозачаточных таблеток не повышает вероятности возникновения злокачественных опухолей, как это считалось прежде. Исключение (по неизвестным причинам) составляет лишь прием этих таблеток курящими женщинами старше 35 лет.

Другое противозачаточное средство — резиновые колпачки, смазываемые перед употреблением *спермицидной* (убивающей сперматозоиды) пастой. Колпачок вводится во влагалище так, что он образует перегородку перед шейкой матки. Таким образом, вход в матку блокируется, и сперма не может достичь яйцеклетки. Колпачок должен быть тщательно подобран врачом.

Средство, которым чаще всего пользуются мужчины, — это презерватив, или кондом. Презерватив надевается на пенис, находящийся в состоянии эрекции, непосредственно перед половым сношением. Он предотвращает попадание семенной жидкости в половые пути женщины. На случай разрыва кондома многие женщины используют противозачаточные пенообразующие таблетки, и такое сочетание по надежности превосходит таблетки, принимаемые внутрь. Кроме того, презерватив является единственным противозачаточным средством, препятствующим распространению венерических заболеваний.

Гораздо менее надежен «физиологический» метод, основанный на воздержании от половых сношений в тот период менструального цикла, когда яйцеклетка может быть оплодотворена. Для этого достаточно не допускать половых сношений в течение двух-трех дней перед овуляцией и двух-трех дней после нее. Трудность, однако, состоит в определении точной даты овуляции. Обычно она происходит примерно за 14 дней до начала нового менструального цикла, однако определить ее время абсолютно точно не удастся, не говоря уже о том, что овуляция вообще может произойти в любой день менструального цикла.

Внутриматочные средства представляют собой небольшие пластмассовые или металлические приспособления, вводимые в матку врачом. Эти средства, строго говоря, нельзя называть противозачаточными: просто под их действием выстилка матки изменяется так, что уже образовавшийся зародыш не может имплантироваться. Как именно это происходит, пока не вполне ясно. Внутриматочные средства столь же эффективны, как и таблетки. Однако если женщины, пользующиеся этими приспособлениями, очень долго не показываются врачу, то приспособления могут глубоко погрузиться в стенку матки, вызывая серьезные осложнения, так что возникает необходимость хирургического вмешательства.

Хотя все современные противозачаточные средства высокоэффективны и безопасны, у каждого из них есть свои минусы. Некоторых женщин беспокоит мысль о том, что внутриматочные противозачаточные средства представляют собой некое инородное тело в матке; других больше тревожит химическое воздействие таблетки на организм. Третьих раздражает и лишает

остроты ощущений применение колпачков и презервативов. Поэтому каждая пара сама выбирает наиболее подходящие для себя средства. Недостатки современных противозачаточных средств стимулируют продолжение поисков новых, более совершенных методов. Перспективными представляются таблетки, ингаляции и гормональные инъекции длительного действия.

Разработка новых противозачаточных средств, обладающих большей надежностью, весьма желательна. Современные методы анализа крови позволяют установить отцовство определенного мужчины в отношении определенного ребенка в гораздо большем числе случаев, чем еще несколько лет назад. Кроме того, в 70-е годы сильно возросло количество свидетельских показаний относительно отцовства в отношении детей, рожденных женщинами вне брака. Эти два обстоятельства в последние годы привели к большому росту числа судебных процессов об установлении отцовства. В таких процессах матери обычно требуют от отцов финансовой поддержки в воспитании детей, а отцы часто утверждают, что они были введены в заблуждение женщинами, утверждающими, что они используют противозачаточные средства, а в действительности не употреблявшими их. Если женщина при этом становится беременной и требует денег на воспитание ребенка, мужчина чувствует, что его обвели вокруг пальца. (Для интересующихся этой темой скажем, что мужчины в таких случаях проигрывают процесс. По закону мужчина обязан выплачивать алименты независимо от того, был ли он предупрежден о возможности рождения ребенка.)

20.6. Яйцеклетки и сперматозоиды

Яйцеклетки и сперматозоиды – это гаметы, или половые клетки, содержащие лишь половинный набор хромосом по сравнению с обычными (соматическими) клетками, т.е. клетками, образующими все ткани организма. При слиянии яйцеклетки со сперматозоидом у оплодотворенной яйцеклетки восстанавливается нормальный набор хромосом. *Мейозом* называется последовательность делений клеточного ядра, в результате которых набор хромосом уменьшается вдвое. В жизненном цикле организмов, размножающихся половым путем, обязательно должна быть стадия мейоза, так как иначе число их хромосом увеличивалось бы вдвое в каждом поколении (см. разд. 16.6).

Сперматозоиды возникают в результате происходящего в семенниках деления клеток-предшественниц, *сперматогониев* и *сперматоцитов* (рис. 20.7). Процесс образования яйцеклеток существенно отличается от процесса образования сперматозоидов. В этом случае мейотическое деление ядра сопровождается неравным делением цитоплазмы, так что в результате из клетки-предшественницы, называемой *ооцитом*, развиваются одна крупная яйцеклетка и три маленькие клетки, называемые *полярными тельцами* (рис. 20.8). В процессе эволюции яйцеклетка превратилась в основной источник питательных веществ, рибосом, матричных РНК и других компонентов цитоплазмы, необходимых для ранних стадий развития зародыша. Итак, процесс формирования яйцеклетки состоит в образовании клетки, содержащей много цитоплазмы, но лишь половину хромосом исходного ооцита: при каждом клеточном делении почти вся цитоплазма отходит в ту клетку, из которой впоследствии образуется яйцо. Другие необходимые вещества поступают в будущее яйцо из клеток, окружающих его в яичнике. Полярные тельца, по сути дела, служат лишь для удаления лишних хромосом из развивающейся яйцеклетки, и тельца эти быстро гибнут.

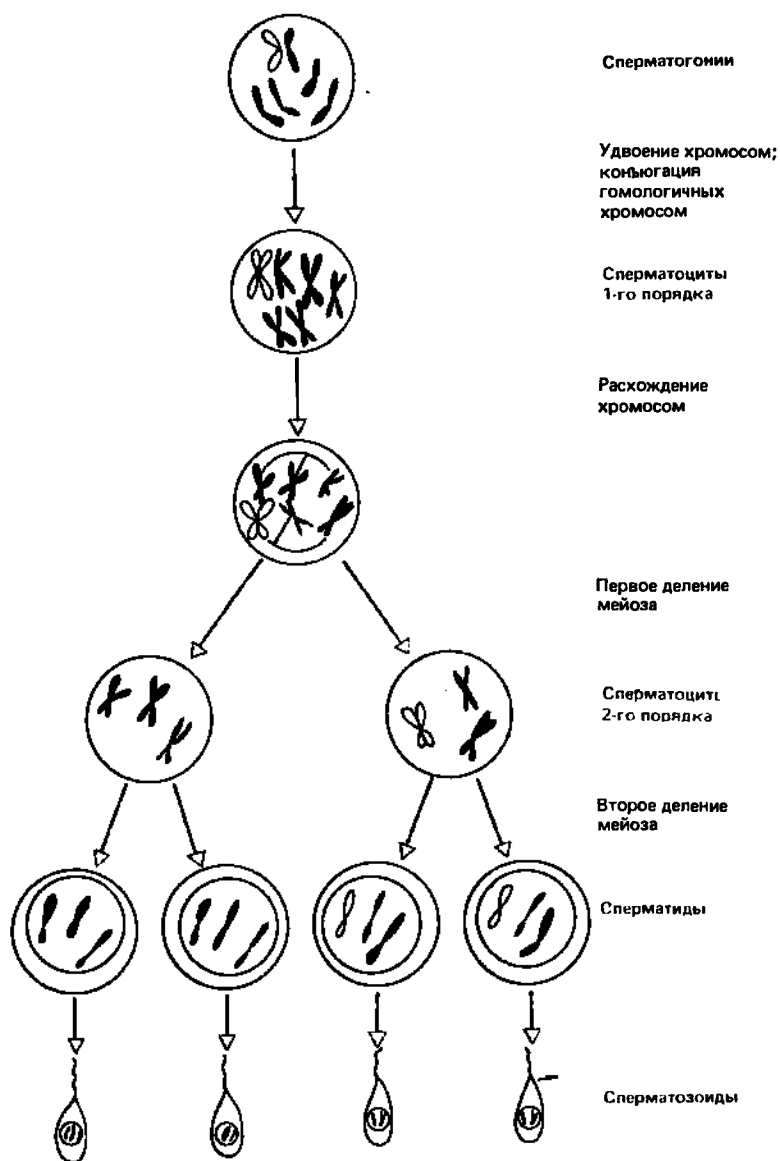
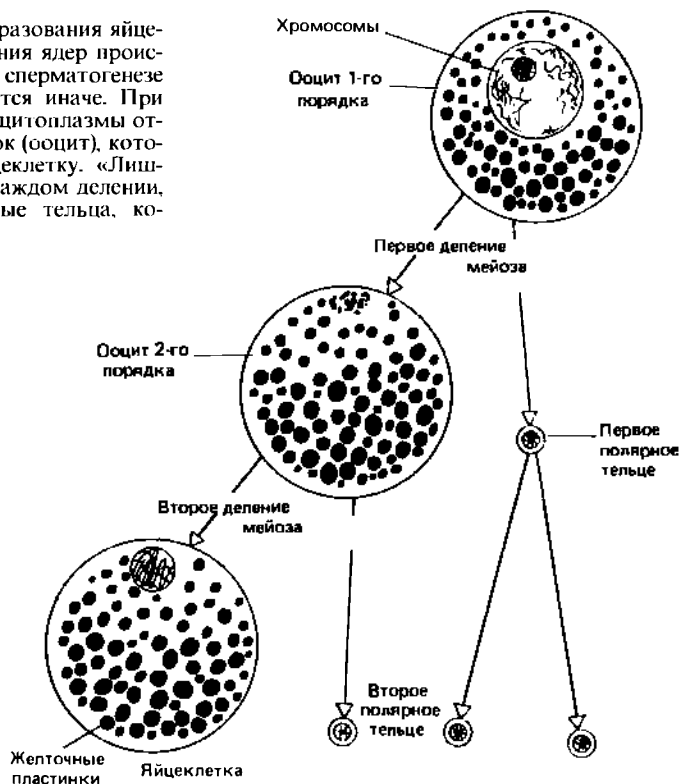


Рис. 20.7. Сперматогенез – процесс образования сперматозоидов у позвоночного животного, соматические клетки (т.е. клетки тела) которого содержат по три пары хромосом. Клетки мужских половых желез (семенников), из которых образуются сперматозоиды, носят название сперматогониев. Сперматогонии превращаются в сперматоциты первого порядка, ядра

которых затем претерпевают два последовательных мейотических деления с соответствующими клеточными делениями. В результате первого мейотического деления образуются сперматоциты второго порядка. После второго мейотического деления образуются сперматиды, которые созревают и превращаются в сперматозоиды.

Рис. 20.8. Оогенез – процесс образования яйцеклеток. Два мейотических деления ядер происходят точно так же, как при сперматогенезе (рис. 20.7), однако клетки делятся иначе. При каждом делении большая часть цитоплазмы отходит в одну из дочерних клеток (ооцит), которая затем превращается в яйцеклетку. «Лишние» ядра, образующиеся при каждом делении, отходят в крошечные полярные тельца, которые затем дегенерируют.



Образование сперматозоидов продолжается в мужском организме все время независимо от того, существует ли хоть какая-нибудь вероятность, что им представится возможность оплодотворить яйцеклетку. Формирование же яйцеклеток в некоторый момент прекращается. В организме взрослой женщины яйцеклетки достигают той стадии зрелости, на которой они могут быть оплодотворены. Из яичника выходят фактически не яйцеклетки, а ооциты второго порядка. Лишь после того как в ооцит проникнет сперматозоид, происходит второе мейотическое деление и образуются полярное тельце и яйцеклетка (рис. 20.8), хромосомы которой затем объединяются с хромосомами сперматозоида.

20.7. Оплодотворение и имплантация

Каждая яйцеклетка оплодотворяется всего лишь одним сперматозоидом, однако, для того чтобы оплодотворение произошло, в семенной жидкости должны находиться миллионы сперматозоидов. Такой избыток сперматозоидов, по-видимому, необходим для преодоления окружающих яйцеклетку барьеров. Как только первый сперматозоид проникнет сквозь мембрану яйцеклетки, на поверхности мембраны возникает быстрая электрическая реакция, за которой следуют более медленные химические превращения. После этого уже ни один другой сперматозоид проникнуть в яйцеклетку не может. Проникший в яйцеклетку сперматозоид в конечном итоге разрушается, и от него остаются

лишь хромосомы, образующие единый набор с хромосомами яйцеклетки.

В процессе эволюции человека происходил сильный отбор, направленный на рождение у женщины одновременно лишь одного ребенка. Это, вероятно, обусловлено тем, что такие младенцы обычно бывают крупнее и здоровее, а также тем, что у женщины нередко не хватает молока на то, чтобы прокормить грудью больше чем одного ребенка. Однако некоторый сравнительно небольшой процент беременностей завершается появлением на свет двух или даже большего числа детей.Monozygotные (или идентичные) близнецы рождаются в тех случаях, когда две клетки, образовавшиеся в результате первого деления зиготы, отделяются одна от другой, после чего каждая из них развивается, образуя целый зародыш, вместо того чтобы давать начало разным частям одного зародыша. Поскольку обе эти клетки содержат тождественные наборы генов, такие близнецы генетически идентичны. Дизиготные (неидентичные) близнецы образуются в тех случаях, когда одновременно овулируют две яйцеклетки, обе оплодотворяются и имплантируются в стенку матки. Поскольку развивающиеся из них зародыши возникают в результате оплодотворения различных яйцеклеток различными сперматозоидами, они генетически не более сходны, чем дети, родившиеся от тех же родителей в разное время.

В результате применения лекарственных препаратов, стимулирующих плодovitость, частота рождения двух и более близнецов в настоящее время возросла. Действие этих препаратов основано на том, что они вызывают овуляцию в определенное время. Применяются они для того, чтобы увеличить вероятность зачатия у супружеских пар, желающих иметь ребенка, а также для получения яйцеклеток, годных для оплодотворения в пробирках. Неудобство состоит в том, что при этом одновременно созревает много фолликулов, и готовыми к оплодотворению оказываются не одна, а несколько яйцеклеток. У женщин, пользовавшихся этими средствами, рождалось до восьми детей одновременно.

Младенцы, развивающиеся в результате оплодотворения вне организма матери или так называемые «дети из пробирки» — одна из сенсаций последнего времени, — в действительности развиваются не в пробирках. Вне организма женщины происходит лишь само оплодотворение и несколько первых кле-

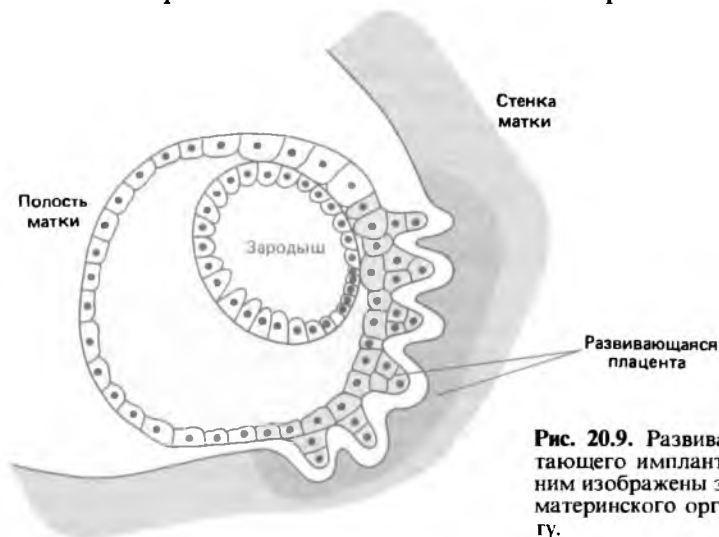


Рис. 20.9. Развивающийся зародыш млекопитающего имплантируется в стенку матки. Синим изображены зародышевые клетки и клетки материнского организма, образующие плаценту.

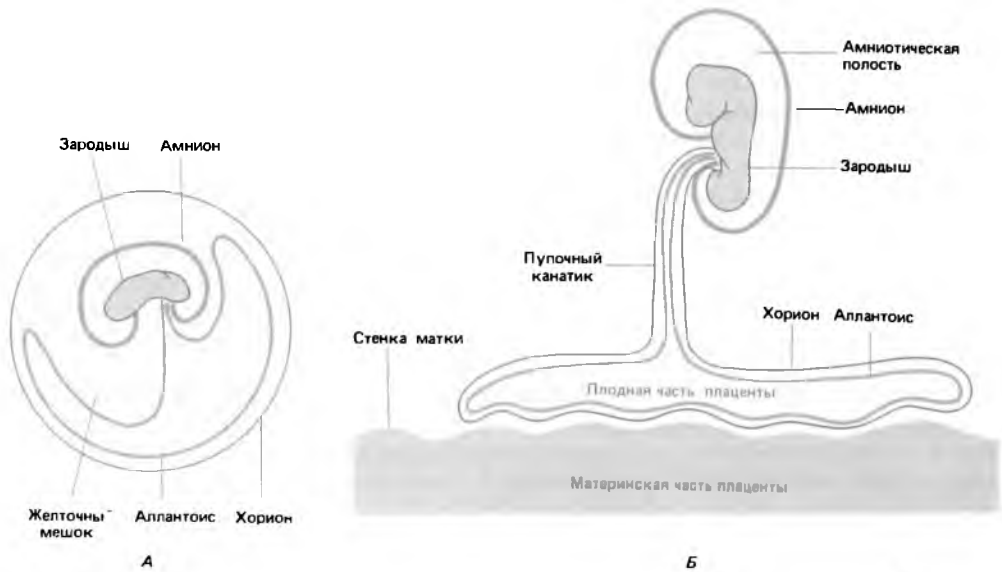


Рис. 20.10. Оболочки, окружающие зародыш высших млекопитающих в процессе развития. А. Схематическое изображение четырех оболочек, имеющихся у всех пресмыкающихся, птиц и млекопитающих (у большинства млекопи-

тающих желточный мешок маленький и играет незначительную роль). Б. Схема расположения внезародышевых оболочек млекопитающих и их участие в образовании пуповины и плаценты.

точных делений. Если бесплодие связано с непроходимостью фаллопиевых труб женщины или секрецией в ее влагалище выделений, губительных для сперматозоидов, или же с тем, что у мужчины образуется мало сперматозоидов, то естественным путем оплодотворение произойти не может. Тогда врачи извлекают яйцеклетки, оплодотворяют их в пробирке спермой мужа и, как только оплодотворенная яйцеклетка начинает делиться, ее имплантируют в матку женщины. Успех применения этой методики вызвал радостное возбуждение у ученых, поскольку он означал, что наконец удалось подобрать раствор такого химического состава, в котором яйцеклетка не погибает и может начать развиваться. Прежде яйцеклетки, особенно яйцеклетки млекопитающих, повреждались при любых попытках работать с ними вне материнского организма (сперматозоиды сохраняются лучше, поскольку они находятся в семенной жидкости, т.е. в своей естественной среде).

На первых стадиях развития зародыши всех позвоночных очень сходны, что отражает общность их эволюционной истории. Примерно через девять недель после зачатия зародыш приобретает собственно человеческие признаки, и с этого времени и до рождения его называют *плодом* (а после рождения на свет — *младенцем*).

В момент, когда зародыш достигнет стенки матки, он представляет собой комочек клеток, из которых развивается затем собственно зародыш; этот комочек окружен сферой из клеток (рис. 20.9). Некоторые из этих наружных клеток проникают в стенку матки, фиксируя положение зародыша и давая начало формированию плаценты. Другие образуют оболочки, окружающие зародыш в процессе его развития и частично также входящие в состав плаценты.

Важную роль в развитии наземных позвоночных — пресмыкающихся, птиц

и млекопитающих — играют три оболочки: амнион, хорион и аллантоис (рис. 20.10). Амнион представляет собой наполненный жидкостью мешок, окружающий зародыш и защищающий его от механических повреждений. Этот мешок разрывается при родах, когда «отходят воды». Амниотическая жидкость содержит некоторое количество клеток, отторгающихся от зародыша. Поэтому анализ амниотической жидкости, получаемый путем специальной пункции (амниоцентез), позволяет врачам выявлять у плода хромосомные аномалии (см.: «Очерк» гл. 17).

Аллантоис представляет собой мешок, связанный с кишкой зародыша. У пресмыкающихся и птиц в нем накапливаются продукты жизнедеятельности зародыша до тех пор, пока не происходит вылупления из яйца. У человека он пронизан кровеносными сосудами и образует основную часть плодной плаценты.

Третья оболочка, хорион, окружающая плод поверх амниона, также образует часть плаценты. Хорион секретирует прогестероноподобные гормоны, которые поддерживают нормальное течение беременности и могут быть использованы при диагностике беременности.

20.8. Ранние стадии развития

Самые первые стадии развития зародыша протекают в то время, когда он проходит по фаллопиевой трубе, так что наши знания об этих стадиях основаны главным образом на изучении зародышевого развития животных. Особенно хорошо изучен процесс развития морского ежа (см. рис. 3.18, А). У морского ежа оплодотворение наружное (яйцеклетки оплодотворяются вне материнского организма), а сами яйца почти прозрачные, поэтому наблюдать процесс развития сравнительно легко (см. рис. 20.1).

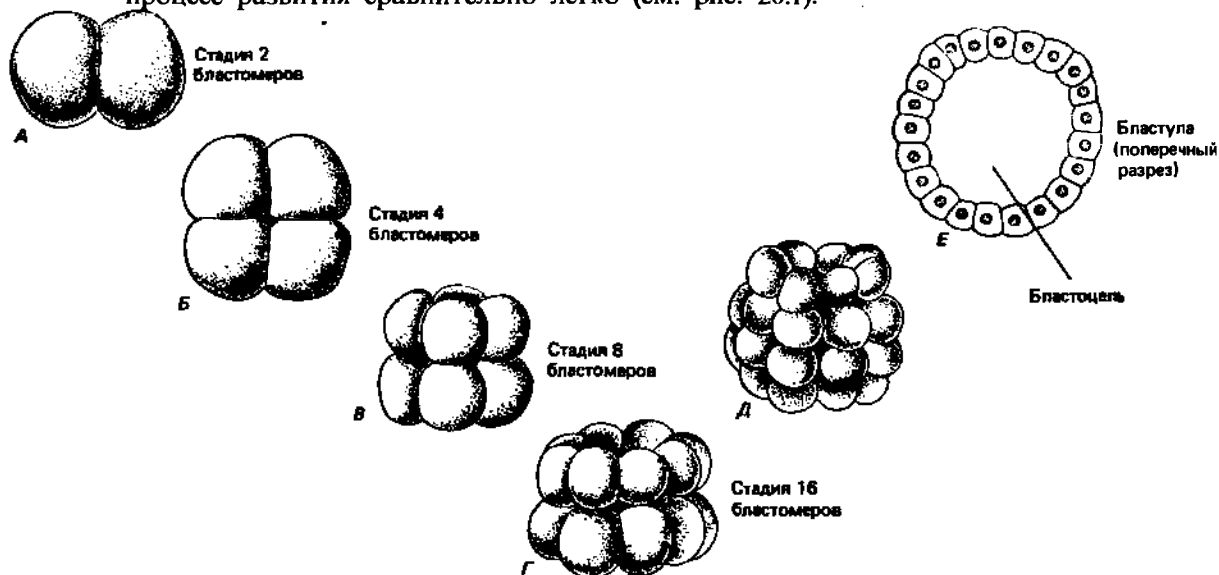


Рис. 20.11. Ранние стадии развития яйца морского ежа. А–Д. Ранние стадии дробления. Оплодотворенная яйцеклетка многократно делится, образуя полый шарик из клеток. Е. Поперечный разрез бластулы, образовавшейся в результате дробления.

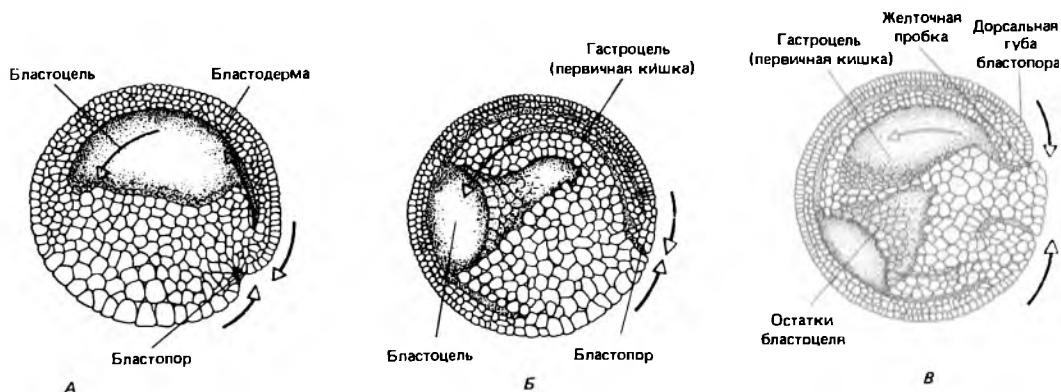


Рис. 20.12. Гастрюляция у лягушки. Клеточные деления продолжают, и одновременно с этим клетки с поверхности зародыша через отверстие, называемое бластопором, перемещаются

внутри и в конце концов заполняют бластоцель; при этом образуется новая полость, называемая архентероном или первичной кишкой, которая в дальнейшем превращается в кишку.

После оплодотворения яйцеклетка последовательно делится на 2, 4, 8, а затем 16 клеток и т.д. Этот период клеточных делений называется *дроблением* и завершается образованием *бластулы* – полого шарика из одного слоя клеток, окружающих центральную полость – *бластоцель* (рис. 20.11).

Следующий этап развития называется *гастрюляцией* (рис. 20.12). Клетки бластулы продолжают делиться, распределяясь при этом по трем слоям, из которых в дальнейшем образуются все ткани и органы; эти слои, или зародышевые листки, носят названия эктодермы, энтодермы и мезодермы (рис. 20.13). Из *эктодермы*, т.е. самого наружного слоя клеток, образуются покровные ткани и нервная система. Самый внутренний слой клеток, *энтодерма*, дает начало внутренним органам, в частности пищеварительной системе; из среднего слоя, *мезодермы*, развиваются мышцы, печень, почки и скелет.

Гастрюляция завершается образованием *гаструлы*. Клетки *гаструлы* начинают *дифференцироваться*, т.е. становятся различными как по биохимическому составу, так и по структуре (см. разд. 15.6). У морского ежа, например, некоторые клетки начинают выделять частицы карбоната кальция (известки), которые впоследствии входят в состав его скелета.

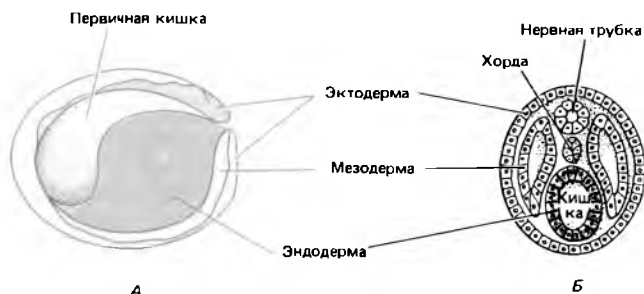


Рис. 20.13. Три слоя клеток, образующихся в процессе гастрюляции. А. Поперечный разрез гаструлы, на котором видны эктодерма, энтодерма и мезодерма. Б. Поперечный разрез зародыша на более поздней стадии развития, на

котором видна дальнейшая судьба этих трех слоев. Эктодерма образует покровную ткань и спинной мозг, энтодерма – кишку, а мезодерма – органы, расположенные между этими двумя слоями.



Рис. 20.14. Зародыш в процессе нейруляции. **А.** Эктодермальные нервные валики смыкаются, образуя трубку, из которой в дальнейшем развивается нервная система. От blastopore остается только желточная пробка. **Б.** Фотогра-

фия более поздней стадии, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Нервные валики начали смыкаться, образуя нервную трубку.

Вслед за гаструляцией происходит *нейруляция*, т.е. начинается закладка нервной системы. Нервная трубка развивается из парных складок, которые образуются на спинной стороне зародыша, а затем углубляются и смыкаются (рис. 20.14).

20.9. Последующие стадии развития зародыша человека

У зародыша человека *нейруляция* происходит в течение третьей недели после зачатия. На этой стадии длина зародыша составляет всего около 2 мм; он почти неотличим от зародыша лягушки или морского ежа, но уже окружен оболочками и прикреплен плацентой к матке. Плацента пока еще очень мала, но ко времени родов она достигает размеров большой тарелки и внешне напоминает кусок мяса. Оболочки, соединяющие зародыш с плацентой, превращаются в пуповину, которая по мере развития становится все толще и длиннее.

К концу третьей недели зародыш вступает в четвертую стадию развития — *органогенез*. На этой стадии начинают формироваться основные системы органов: нервная, пищеварительная и кровеносная. Начинает пульсировать сердце, имеющее в это время форму трубки неравномерной толщины. В период органогенеза зародыш крайне чувствителен к принимаемым матерью лекарственным препаратам и к ее болезням. После трех месяцев развития зародыш, хотя он еще очень мал (длина его едва достигает 30 мм), уже более или менее сформирован и гораздо менее подвержен разного рода опасностям. Препарат талидомид, прописывавшийся в шестидесятые годы беременным женщинам в качестве снотворного, останавливал развитие зачатков конечностей зародыша примерно на четвертой-пятой неделях. Точно так же если женщина в промежутке между 4-й и 12-й неделями беременности заболевает краснухой, то это может нарушить формирование у зародыша сердца, органов зрения и слуха и головного мозга, развитие которых происходит в этот период. Потребление алкоголя также может привести к тяжелым нарушениям развития плода. Курение, а также дача наркоза могут привести к кислородной недостаточности зародыша, а это чревато риском выкидыша или рождения



Рис. 20.15. Фотография куриного зародыша, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа в начале органогенеза.

младенца пониженного веса. Малый вес новорожденного повышает риск гибели на первом году жизни.

На 3-м месяце беременности женщина начинает ощущать движение плода. С этого времени и далее наиболее очевидным проявлением развития становится увеличение размеров плода. Однако все еще происходят и некоторые изменения. Нервная, а также кровеносная и дыхательная системы продолжают развиваться; плод еще не может выжить вне организма матери. Известен случай преждевременных родов, когда плод находился примерно на 20-й неделе развития; ребенок выжил, однако в течение многих недель он находился в особых условиях, обеспечивающих поддержание дыхания, питания и температуры тела.

Таблица 20.1. Последовательные стадии развития зародыша человека

Время после зачатия, сут (очень приблизительно)	События
0–8	Дробление
6	Имплантация
21	Нейруляция
24	Начало развития нервной и пищеварительной систем и кровеносных сосудов
28–35	Зародыш особенно чувствителен к талидомиду, другим медикаментам, а также к вирусу краснухи
42	Дифференцировка семенников у зародыша мужского пола
75	Первое мейотическое деление ооцитов 1-го порядка у зародыша женского пола
90	Сформированы все основные системы органов, но размеры их еще очень малы
270	Роды

20.10. Роды

Новорожденный появляется на свет спустя примерно 270 суток после зачатия, однако этот срок сильно варьирует. Процесс выталкивания маткой зародыша и плаценты называется *родами*. Его можно разделить на три основных периода. Первый период, называемый *раскрытием шейки матки* и продолжающийся от 2 до 20 ч, завершается, когда шейка матки полностью

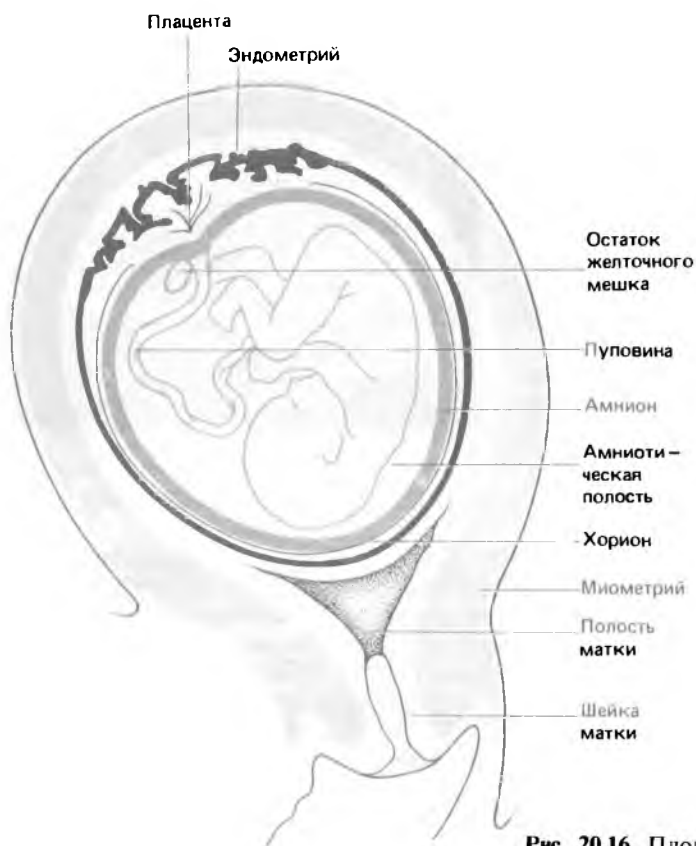


Рис. 20.16. Плод в матке незадолго до родов.

открыта. Второй период – *изгнание плода*, – продолжающийся от 2 до 100 мин, начинается с появления из шейки матки головки ребенка и продолжается до тех пор, пока он не родится и не сделает свой первый вдох.

Третий период – *период отхождения плаценты* – начинается уже после рождения ребенка. Матка продолжает сокращаться, хотя пуповину перевязывают и отрезают, после чего ребенок начинает самостоятельное существование. Через некоторое время (5–45 минут) происходит отхождение плаценты.

20.11. Старение

Старение можно определить как изменения, накапливающиеся в организме с течением времени и приближающие его к смерти. Эти изменения неотделимы от других процессов развития и начинаются еще до завершения развития, т. е. до наступления половой зрелости. Так, например, одним из характерных возрастных изменений является замедление процессов репарации и регенерации, и даже у подростка переломы костей срастаются медленнее, чем у маленького ребенка.

Старение и смерть генетически запрограммированы. Для каждого вида характерна определенная продолжительность жизни, которая может изменяться

под действием отбора. Слон умирает от старости в возрасте почти 200 лет, человек – в возрасте между 70 и 100 годами, а многие насекомые живут всего несколько дней или недель. Процесс старения приводит к смерти в определенном возрасте, если организм не погибает раньше этого срока от болезней или хищников. Селективная роль смерти по достижении определенного возраста служит предметом многочисленных дискуссий. Возможно, процесс старения, устраняя старых особей, высвобождает пищу, убежища и другие ограниченные ресурсы для более молодых особей, которые обычно несут многие из тех же самых генов и размножение которых с эволюционной точки зрения предпочтительнее (см. разд. 6.9).

Мы не знаем, как происходит старение; существует по меньшей мере два десятка различных теорий. Мы можем описать множество процессов, характерных для старения, но не можем решить, какие из них являются причинами, а какие – следствиями. Так, например, с возрастом снижается эффективность иммунной системы, защищающей организм от заболеваний. Не потому ли пожилые люди чаще болеют, или же дело в том, что иммунная система становится менее эффективной, поскольку с возрастом люди болеют чаще, что приводит к ее истощению?

По мере того как люди стареют, их организм все хуже справляется с нагрузками и болезнями. Способность переносить изменение условий в значительной степени определяется активностью иммунной, нервной и эндокринной (гормональной) систем. Поэтому исследователи склоняются к гипотезе, согласно которой постепенное разрушение этих систем сопровождается потерей приспособительных возможностей остальными органами, что проявляется в замедлении процессов заживления, уплотнении соединительной ткани и увеличении хрупкости костей.

Часто высказывают предположение, что старение начинается после того, как некоторые клеточные линии претерпят определенное число делений. Однако всякий раз, когда эту гипотезу подвергали тщательной проверке применительно к клеткам какого-либо определенного типа, она обычно не подтверждалась. Например, когда клетки очень старого животного помещают в подходящие условия, они продолжают жить и делиться, не проявляя никаких признаков старения в течение долгого времени после того, как животное-донор уже погибло. Это позволяет считать, что старение клеток определяется условиями их существования. Тогда возникает вопрос: существует ли в организме определенный набор клеток, которые действительно стареют спонтанно, создавая тем самым среду для старения всего остального организма? Ответа на этот вопрос мы не знаем.

В соответствии с одной из распространенных теорий старение представляет собой процесс, возникающий в результате накопления мутаций во всех клетках тела. Однако эту теорию нельзя применить для объяснения старения у всех животных. В ДНК клеток млекопитающих за время их жизни накапливается гораздо больше мутаций, чем в ДНК насекомых, продолжительность жизни которых значительно короче. Известно также, что часть клеток нашего организма гибнет на протяжении всей нашей жизни, однако и этот факт сам по себе не может объяснить старение. Случается, что подолгу живут люди, у которых вследствие болезни или несчастного случая утрачена часть клеток жизненно важных органов (печени, почек, мозга, легких), значительно превышающая ту их часть, которая обычно отмирает в процессе старения.

Все попытки найти какую-то единственную причину старения оканчивались неудачей. Похоже на то, что «гены старения» контролируют не одну ка-

кую-то систему, а обуславливают множество мелких нарушений. Поскольку все системы организма взаимодействуют друг с другом, любые нарушения в любой его части могут накапливаться и приводить к старению организма в целом и отдельных его систем.

Краткое содержание главы

Человеку свойственно половое размножение. В организме отца и матери в процессе мейоза вырабатываются мужские и женские половые клетки (гаметы); мужские гаметы, или сперматозоиды, образуются в семенниках, а женские гаметы, или яйцеклетки, – в яичниках. Половое созревание организма, созревание гамет и менструальный цикл женщины регулируются гормонами. Гормоны, выделяемые плацентой, контролируют течение беременности; роды и секрция грудного молока также находятся под гормональным контролем.

Существуют различные способы контроля над рождаемостью, но все они сводятся либо к предотвращению оплодотворения, либо к прерыванию беременности.

Мужские половые железы (семенники), вырабатывающие сперматозоиды, расположены в мошонке. Сперматозоиды смешиваются с секретом предстательной железы и других желез, образуя семенную жидкость, поступающую в семявыносящий проток. Во время полового возбуждения пещеристые тела мужского полового члена, или пениса, наполняются кровью и происходит эрекция. В таком состоянии пенис может быть введен во влагалище. Половое возбуждение может привести к оргазму у обоих партнеров и к эякуляции семенной жидкости.

Когда зрелая яйцеклетка выходит из яичника, она поступает в яйцевод, где может быть оплодотворена сперматозоидом. Оплодотворенная и начавшая развиваться яйцеклетка поступает затем в матку и имплантируется в ее стенку. После этого одни клетки зародыша со временем превращаются в новый организм, а другие образуют плодную часть плаценты и плодные оболочки.

На ранних стадиях развития зародыш претерпевает дробление, гастрюляцию и нейруляцию. Вслед за нейруляцией происходит органогенез, и спустя примерно три месяца после начала развития все основные системы органов уже сформированы. Пока плод не достиг примерно шестимесячного возраста (с момента оплодотворения), он не может существовать вне матки. Беременность длится примерно девять месяцев, после чего наступают роды, во время которых в результате сильных сокращений матки плод и плацента выталкиваются наружу через влагалище.

В процессе постэмбрионального развития в организме накапливаются возрастные изменения, со временем переходящие в старение. О механизмах старения известно очень мало. Возможно, что старение вызывается не какой-то одной, а множеством причин, связанных сложными взаимодействиями, которые трудно расчлениить; менее вероятным представляется существование некоего ключевого процесса, определяющего старение, выявить который пока не удалось.

Проверьте себя

1. К приведенным в левом столбце описаниям подобрать соответствующие органы из перечисленных в правом столбце:

1. Каналы, проводящие сперму у мужчины	а. Шейка матки
2. Место введения пениса	б. Яичник
3. Секретия семенной жидкости	в. Фаллопиева труба
4. Служит для проведения яйцеклетки	г. Предстательная железа
5. Удерживает плод в матке	д. Семенник
6. Образует сперматозоиды	е. Мочеиспускательный канал
7. Образует оболочку, через которую питается зародыш	ж. Матка
	з. Семявыносящие протоки
	и. Влагалище

2. Используя перечисленные в пункте 1 половые органы и пути, опишите путь спермы от места ее образований до места, где происходит оплодотворение.

3. При образовании яйцеклетки и сперматозоида должно произойти равное деление _____; однако деление _____ при образовании _____ бывает неравным, а при образовании _____ оно равное.

4. Укажите, какой из перечисленных справа стадий развития соответствует каждое из приведенных слева описаний:

Клетки делятся и образуют однослойный полый шар	Дробление
Образуется трубка, из которой развивается нервная система	Гастроуляция
Клетки делятся и образуют три слоя, состоящие из клеток разных типов	Нейруляция

Очерк. Венерические заболевания

Часто говорят, что венерические заболевания – чума XX в. Болезней этих насчитывается чуть больше десятка, и все они передаются от больного человека здоровому главным образом в результате контакта во время половых сношений.

С давних пор наибольшей известностью среди венерических заболеваний пользуется *сифилис*, возбудителем которого служит бактерия (бледная спирохета). Первый симптом сифилиса – появление в месте попадания инфекции твердой болезненной язвы – так называемого *шанкра*. Шанкр скоро исчезает, а через несколько месяцев появляются симптомы общей интоксикации организма. Затем болезнь переходит в латентную стадию, которая может длиться всю жизнь. Однако у некоторых людей сифилис переходит в третью стадию, характеризующуюся поражением нервной, кровеносной и лимфатической систем и иногда приводящую к смерти.

Сифилис – болезнь не очень распространенная, поскольку он не остро заразен, даже в отсутствие лечения. Носитель инфекции в латентной стадии (а она наиболее продолжительна) не опасен для окружающих. Более того, шанс зара-

зиться в результате однократного полового акта с носителем болезни в активной стадии составляет лишь примерно 1:40.

Гонорея – одна из наиболее распространенных венерических болезней – несколько более заразна, чем сифилис. Возбудителем ее также являются бактерии. У мужчин болезнь легко диагностировать, поскольку она сопровождается выделением гноя из пениса и вызывает ощущение жжения при мочеиспускании. В результате большинство заразившихся мужчин обращаются к врачу. Широкое распространение болезни объясняется тем, что у женщин ее симптомы слабо выражены или даже вовсе отсутствуют, поскольку поражается обычно шейка матки. Гонорея может привести к бесплодию как у мужчины, так и у женщины, поскольку она вызывает рубцовые изменения, ведущие к нарушению проходимости фаллопиевых труб и уретры. Обычно гонореей лечат пенициллином. Считается, что за последнее время возникли штаммы возбудителей гонореи, устойчивые к действию пенициллина, и что существуют некоторые неизлечимые разновидности болезни, поскольку соответствующие бактерии устойчивы к действию всех известных антибиотиков.

В наши дни сильное беспокойство у многих вызывает венерическая болезнь, вызываемая вирусом простого герпеса типа 2, очень сходного с вирусом, вызывающим так называемую лихорадку на губах. В 1982 г. по скорости распространения в США этот вирус уступал лишь гриппу и обычной простуде. В промежутке между 10- и 20-м днями после заражения на месте инфекции появляются пузырьки. Пузырьки прорываются, и образуются болезненные язвы, которые затем заживают. Болезнь переходит в скрытую форму. Однако вирус по-прежнему присутствует в организме, так что болезнь может возобновиться в любой момент. Эта болезнь заразна лишь в активной стадии. Распространения болезни легко можно избежать, если больные с активной стадией будут воздерживаться от половых сношений в течение довольно короткого времени, пока пузырьки не прорвутся и язвы не заживут.

Симптомы болезни относительно безобидны, и взрослым она не наносит непоправимого вреда. Женщины переносят ее хуже, чем мужчины; имеются даже данные о том, что у женщин при этом возрастает вероятность возникновения рака шейки матки. Так как большинство женщин регулярно проходят ежегодные обследования, позволяющие выявить рак шейки матки на ранних стадиях, в наше время этот тип опухолей гораздо реже приводит к роковому исходу, чем раньше. Основная опасность этой болезни состоит в том, что она резко (примерно на 50%) повышает смертность новорожденных, заразившихся от матерей при родах.

Существует множество других болезней, вызываемых вирусами, бактериями, грибами и простейшими и передаваемых при половых сношениях. Остановить распространение этих болезней очень трудно, поскольку часто больные передают инфекцию другим людям еще тогда, когда сами не знают о своей болезни. Все возрастающая устойчивость возбудителей болезней к антибиотикам также сильно затрудняет лечение. Ведутся исследования возможности иммунизации против венерических болезней, но такое решение проблемы вряд ли может быть популярным: вероятно, лишь немногие люди согласятся признать, что нуждаются в такой иммунизации.

Глава 21

Питание и пищеварение

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Назвать основные классы питательных веществ и указать роль каждого из них в питании организма.
2. Перечислить отделы пищеварительного тракта человека в порядке их последовательности и указать, что происходит с пищей в каждом отделе.
3. Перечислить органы человека, выделяющие пищеварительные ферменты, и указать, какие вещества расщепляются ферментами, выделяемыми каждым из этих органов.
4. Перечислить отделы пищеварительного тракта, в которых происходит всасывание питательных веществ, и указать, какие именно вещества всасываются в каждом отделе.
5. Перечислить проблемы, связанные с растительностью, и способы, которыми животные решают эти проблемы.
6. Объяснить роль симбиотических микроорганизмов в питании их хозяев.
7. Перечислить функции печени у млекопитающих и объяснить значение этого органа.
8. Рассказать, как животные регулируют количество и состав потребляемой ими пищи.

Животные неспособны синтезировать необходимые им питательные вещества из неорганических соединений; они должны получать из окружающей среды органические вещества и превращать их в те соединения, которые организм способен усваивать. Потребление пищи необходимо зло: чем больше времени и энергии тратит животное на добывание и поглощение пищи, тем меньше их остается на другие типы активности, обеспечивающие большее селективное преимущество, в частности на размножение. В результате возникает сильное давление отбора, направленное на то, чтобы животные затрачивали на добывание и потребление пищи как можно меньше времени. Долгое время было принято считать, что способ питания животных определяется главным образом их энергетическими потребностями, однако, как показывают работы последних лет, для многих животных, в том числе и для человека, основные



Рис. 21.1. Животные питаются самыми разными способами. *А.* Сова поедает пойманную мышь. *Б.* Комар сосет кровь из руки человека.

В. Гигантская черепаха, поедающая растения. (*А*—Biophoto Associates; *Б*—William Camp.)

трудности состоят не в обеспечении калорийности, достаточной для удовлетворения потребностей организма в энергии, а в получении необходимого количества определенных питательных веществ.

В этой главе мы рассмотрим, в каких питательных веществах нуждаются животные и как они их получают. Затем мы обсудим, как перерабатывается пища в пищеварительной системе, с тем чтобы организм мог ее использовать.

21.1. Питательные вещества

Питательные вещества, которые животные должны поглощать в виде пищи, можно условно разделить на две группы: те, которые необходимы ему в больших количествах, или *макрокомпоненты*, и те, которые требуются в меньших количествах, или *микрокомпоненты*.

Макрокомпоненты. К макрокомпонентам относятся жиры, углеводы и белки. Все эти три типа соединений способны служить источником энергии, поскольку они могут расщепляться и использоваться для синтеза АТФ (см. гл. 11). Количество энергии, которое можно извлечь из данного количества питательного вещества, измеряют и выражают в единицах тепла – *калориях* (табл. 21.1). Все три класса макрокомпонентов служат также источником атомов углерода, используемых при построении различных клеточных структур. Белки поставляют, кроме того, аминокислоты, из которых организм синтезирует собственные свойственные только ему одному белки.

Таблица 21.1. Калорийность основных питательных веществ

Макрокомпоненты	Количество высвобождающегося тепла, ккал/г
Белки	4,4
Жиры	9,3
Углеводы	4,1

Калория – это количество тепла, необходимое для нагревания массы воды в 1 г на 1 °C. Калорийность пищи обычно измеряют в килокалориях (ккал); 1 ккал = 1000 кал.

Те макрокомпоненты, которые организм не использует немедленно в качестве источника энергии, а также для роста или для восстановления тканей, запасаются впрок. Углеводы запасаются в форме гликогена в мышцах и печени, а жиры откладываются в неизменном виде. Запасать белки организм не способен; избыточные белковые молекулы освобождаются от атомов азота, превращаясь в молекулы жиров и углеводов, которые могут запасаться в организме.

Наиболее распространенная проблема, связанная с питанием населения в промышленно развитых странах, особенно в США, – это ожирение. Если в потребляемой пище содержится больше калорий, чем расходует организм, то излишек откладывается в виде жира. Причины ожирения фактически кроются только в переизбытке и недостатке физических упражнений, хотя миллионы людей, очевидно, попросту не верят этому, поскольку миллиарды долларов расходуются на разнообразные лекарственные препараты и другие средства от ожирения.

В других странах гораздо более насущная проблема – не ожирение, а недостаток белков в пище большинства населения и сельскохозяйственных животных. Это обычно происходит не столько из-за общего недостатка белков в рационе, сколько потому, что сами белки содержат недостаточное количество незаменимых аминокислот. *Незаменимыми* называются аминокислоты, которые непременно должны входить в рацион, поскольку организм не способен их синтезировать. (Некоторые так называемые «заменимые» аминокислоты могут синтезироваться в организме всех животных из других аминокислот или из веществ, образующихся в цикле трикарбоновых кислот, который называют также циклом Кребса.)

Одна из наиболее известных болезней, связанных с недостатком белков, — это квашиоркор, распространенный главным образом в Африке, где основу питания составляют зерновые культуры. При этом рацион содержит крайне мало одной из незаменимых аминокислот — триптофана. При заболевании квашиоркором, особенно у детей, которым требуется много белков, наблюдается апатия, общие отеки (вследствие избытка жидкости в организме) и нарушения роста. Поскольку зерновые культуры — основной источник питания для большей части человечества, селекционеры прилагают много усилий, чтобы вывести сорта с повышенным содержанием триптофана и других незаменимых аминокислот.

Недостаток жиров также может быть причиной болезней, хотя в развивающихся странах эти болезни встречаются редко. Некоторые жирные кислоты служат необходимыми компонентами клеточных мембран и ряда гормонов. Так же как и незаменимые аминокислоты, они непременно должны содержаться в пищевом рационе. На севере Канады и в некоторых странах Азии, где люди питаются исключительно рыбой, постным мясом, рисом или фруктами, т.е. продуктами, содержащими очень мало жиров, развивается потребность в жирах и они превращаются в дорогостоящее и желанное лакомство. В США увлечение некоторыми диетами, например состоящими в основном из риса и фруктов и содержащими слишком мало жиров, приводило к серьезным нарушениям здоровья.

Микрокомпоненты. Микрокомпонентами называются вещества, необходимые животным в небольших количествах; эти вещества должны содержаться в рационе потому, что животные либо вообще не способны их синтезировать, либо не могут синтезировать их с такой скоростью, с какой они потребляются. Микрокомпоненты можно разделить на *витамины*, представляющие собой органические соединения, и минеральные компоненты.

Необходимые человеку витамины обычно делят на две группы: растворимые в воде и растворимые в жирах. Водорастворимые витамины — это в основном коферменты, участвующие в обмене веществ, например коферменты

Таблица 21.2. Источники получения водорастворимых витаминов и симптомы, свидетельствующие об их недостатке

Витамин	Основной источник	Признаки авитаминоза
Тиамин (B ₁)	Печень, почки, дрожжи, цельное зерно злаков	Бери-бери, потеря аппетита, расстройства пищеварения, утомляемость
Рибофлавин (B ₂)	Молоко, яйца, печень, пшеница	Воспаление и трещины кожи, отечность языка, нарушение зрения
Ниацин	Цельное зерно, дрожжи, куриное мясо	Пеллагра, утомляемость, шершавость кожи
Пиридоксин (B ₆)	Цельное зерно, печень, дрожжи	Анемия, повышенная возбудимость, судороги
Пантотеновая кислота	Яйца, печень, дрожжи	Те же, что и при недостатке других витаминов группы В
Биотин	Яичный белок, флора кишечника	Встречается редко; необходим в минимальном количестве
Фолиевая кислота	Мясо, овощи	Анемия
Кобаламин (B ₁₂)	Почки, печень, флора кишечника	Недостаточное образование эритроцитов
Аскорбиновая кислота (C)	Фрукты, картофель, масло	Цинга, анемия, медленное заживление ран

Таблица 21.3. Физиологические функции жирорастворимых витаминов, источники их получения и симптомы, свидетельствующие об их недостаточности¹

Витамин	Физиологическая функция	Основной источник	Признаки авитаминоза
А (ретинол)	Составная часть зрительных пигментов	Яичный желток, зелень, печень, сливочное масло	Куриная слепота, сухость и повреждение кожи и слизистых оболочек
Д (кальциферол)	Усиливает всасывание кальция и фосфора и их отложение в костях	Рыбий жир, печень, молоко, солнечный свет	Рахит (у детей)
Е (токоферол)	Предохраняет эритроциты, витамин А и нерастворимые жирные кислоты от окисления кислородом; играет важную роль в работе мышц	Шпинат, салат, растительные масла	Распад эритроцитов, стерильность (у крыс)
К (менадион)	Необходим для нормальной свертываемости крови	Кишечные бактерии, печень, шпинат, салат	Кровотечения у новорожденных, у которых отсутствуют кишечные бактерии, синтезирующие витамин К

Витамины А, Д и К в больших дозах токсичны.

клеточного дыхания (табл. 21.2). Поскольку эти витамины легко выводятся через почки, их избыточное содержание в рационе обычно безвредно.

Жирорастворимых витаминов меньше, и их функции менее изучены (табл. 21.3). Поскольку эти витамины нерастворимы в воде, для того чтобы они могли выводиться через почки, они сначала должны подвергнуться воздействию ферментов. В результате при потреблении в количествах, превышающих то, которое может быть использовано организмом, концентрация некоторых из них в организме может достигнуть токсического уровня. Некоторые «модные» диеты рекомендуют потреблять определенные жирорастворимые витамины в опасных дозах. В 1978 г., например, два человека погибли от отравления таблетками витамина А.

Для того чтобы избежать таких явлений, следует руководствоваться здравым смыслом и соблюдать умеренность. Исследования питания убеждают, что для достижения идеального здоровья жителям западных стран следовало бы изменить характер питания, сократив потребление жиров и увеличив потребление зерновых, фруктов и овощей. Нормальная сбалансированная диета содержит достаточное количество витаминов и минеральных добавок, так что нет необходимости дополнять ее таблетками, хотя в разумных количествах они безопасны. В 1977 г. одна женщина умерла от того, что пила слишком много воды. Большинство биологов, зная способность почек выводить воду из организма, сочло бы это абсолютно невозможным; однако в данном случае женщина пила воды больше, чем могли пропустить ее почки, что привело к разжижению содержимого клеток и к трагическому исходу.

Некоторые неорганические соединения необходимы человеку в довольно больших количествах (табл. 21.4). Поваренная соль и хлористый калий, например, жизненно необходимы для работы каждого нерва и мышцы, и большие

Таблица 21.4. Физиологические функции необходимых минеральных элементов и источники их поступления в организм

Элемент	Физиологическая функция	Основной источник
Натрий (Na)	Водный баланс Кислотно-щелочной баланс Поглощение глюкозы клетками Нервная и мышечная проводимость	Поваренная соль, молоко, мясо, яйца, сода, морковь, свекла, шпинат, сельдерей
Калий (K)	Солевой и кислотный баланс крови Функционирование нервов и мышц Образование гликогена Синтез белков	Цельное зерно, мясо, бобовые, фрукты, зелень
Кальций (Ca)	Входит в состав костей и зубов Свертывание крови Мышечное сокращение Проведение нервных импульсов Проницаемость клеточной мембраны Активация ферментов	Молоко, сыр, зелень, цельное зерно, яичный желток, бобовые, орехи
Фосфор (P)	Образование костей Поглощение и перенос глюкозы, глицерола и жирных кислот Энергетический метаболизм Кислотно-щелочное равновесие	Молоко, сыр, мясо, яичный желток, цельное зерно, бобовые, орехи
Магний (Mg)	Входит в состав костей и зубов Участвует в белковом и углеводном обмене	Цельное зерно, орехи, мясо, молоко, бобовые
Хлор (Cl)	Водный и кислотно-щелочной баланс Соляная кислота желудочного сока	Поваренная соль
Сера (S)	Входит в состав белков Активирует ферменты Участвует в энергетическом метаболизме и в реакциях детоксикации	Мясо, яйца, сыр, молоко, орехи, бобовые

количества этих веществ ежедневно выводятся из организма с мочой, потом и экскрементами. Современные диеты, предназначенные для похудения, часто рекомендуют ограничить потребление соли (хлористого натрия), поскольку избыток соли способствует удерживанию воды в организме, а выведение воды – скорейший способ сбросить несколько килограммов, не избавившись при этом ни от одного грамма жира. Такой способ, однако, эффективен только в том случае, если нарушен солевой баланс. У большинства нормальных людей содержание соли в организме очень мало меняется при значительных изменениях количества соли, потребляемой с пищей. Если человек потребляет соли больше, чем это необходимо организму, то избыток ее выводится через почки; если же он потребляет соли меньше, чем нужно, то через почки ее также выводится меньше, и таким образом соль удерживается в организме. В современных руководствах по диетологии можно найти рекомендации об ограничении потребления соли и утверждения, что летом или при интенсивной физической работе не следует увеличивать потребление соли, поскольку пот якобы не содержит соли; однако это более чем странно: лизнув капелюшку пота, можно убедиться, что соли в нем много. Обычная пища, в том числе свежие фрукты, овощи и не прошедшие специальной обработки мучные изделия и мясо, содержит довольно много соли. «Бессолевая диета», в которую входят специальным образом консервированные продукты, пресные галеты и т. п., не очень сильно снижает потребление соли.

Организму требуется также довольно много калия, который жизненно необходим для функционирования каждой клетки тела. Большие количества ка-

лия нужны для работы мышц и наряду с фосфором – для формирования костей и зубов. В отличие от перечисленных здесь элементов *микроэлементы* необходимы организму лишь в очень небольших количествах, и функции многих из них неизвестны.

21.2. Пищеварение

Все организмы получают пищу из окружающей их среды. Растения, бактерии и грибы всасывают все, что им необходимо, через поверхностные клеточные мембраны. У большинства животных, однако, есть специальная трубка, называемая *пищеварительным*, или *желудочно-кишечным, трактом*, предназначенная для того, чтобы извлекать пищу из окружающей среды, запасать и перерабатывать ее, прежде чем она всасывается через клеточные мембраны.

Пищеварением называется расщепление макромолекул питательных веществ на меньшие молекулы, которые могут проходить через клеточные мембраны. Продукты пищеварения состоят главным образом из аминокислот, моносахаридов (простых сахаров) и жирных кислот. Пищеварительные ферменты расщепляют питательные вещества либо в клетках (внутриклеточное пищеварение), либо вне клеток, в полостях пищеварительного тракта (внеклеточное пищеварение).

У многих низших животных, например у губок, преобладает внутриклеточное пищеварение. Однако в процессе эволюции все более важную роль приобретает внеклеточное пищеварение. Кишечнополостные, к которым относятся, в частности, гидры, медузы и актинии, могут захватить поразительно крупную добычу, а затем долгое время ее переваривают, прежде чем захватить новую порцию; в отличие от этого губки питаются непрерывно. Внеклеточное пищеварение у кишечнополостных происходит в гастроваскулярной полости, выполняющей функции и пищеварительной, и кровеносной систем (рис. 21.2). Пища заталкивается в гастроваскулярную полость щупальцами. Клетки, выстилающие эту полость, выделяют в нее пищеварительные ферменты, и процесс пищеварения начинается. От пищи отделяются мелкие частички и захватываются выстилающими полость клетками, а окончательное переваривание завершается уже в этих клетках.

Свободноживущие (непаразитические) плоские черви засасывают пищу с помощью мускулистой глотки (рис. 21.3). У многих из них кишечник сильно

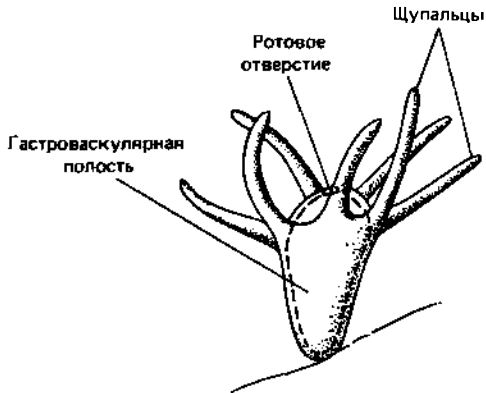


Рис. 21.2. У актинии имеется рот, ведущий в гастроваскулярную полость, но у нее нет анального отверстия. Гастроваскулярная полость выполняет функции пищеварительного тракта и кровеносной системы, доставляя питательные вещества во все части тела.

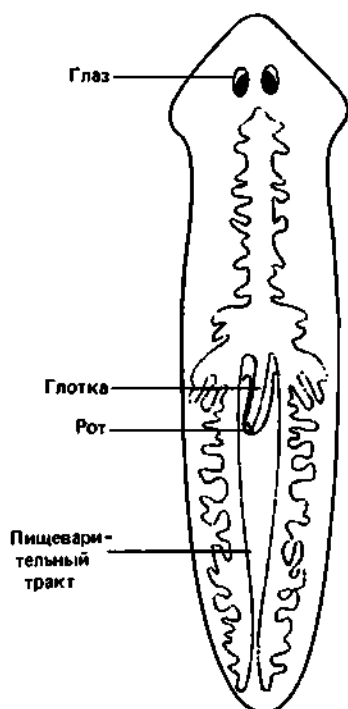


Рис. 21.3. Пищеварительный тракт плоского червя начинается ротовым отверстием, но анального отверстия у него нет.

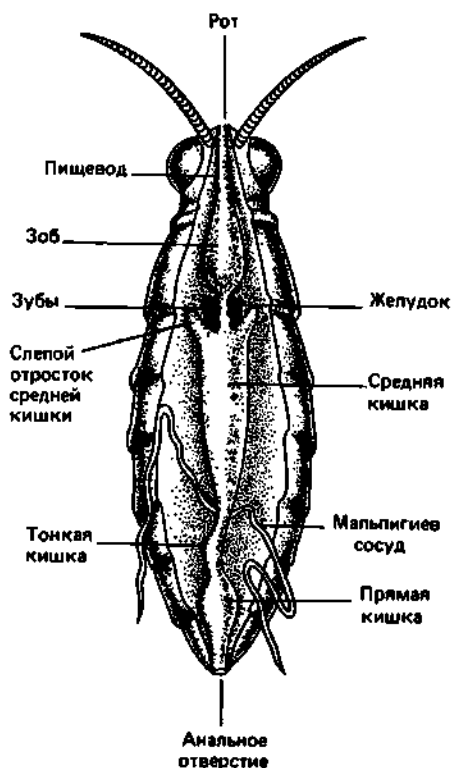


Рис. 21.4. Пищеварительный тракт насекомого (выделительными органами служат открывающиеся в кишку мальпигиевы сосуды).

разветвлен, его обширная внутренняя поверхность выделяет пищеварительные ферменты и всасывает питательные вещества. Пищеварение полностью внутриклеточное. И у кишечнополостных, и у плоских червей непереваренные остатки выводятся через то же отверстие, через которое поступает пища, т.е. через рот.

У всех высших животных пищеварительный тракт — это, в сущности, трубка, на конце которой расположен рот, куда поступает пища, а на другом — анальное отверстие, откуда выделяются непереваренные остатки. При таком устройстве пищеварительной системы пища может перемещаться лишь в одном направлении, так что животное продолжает кормиться, в то время как пища, съеденная ранее, еще переваривается; при этом разные участки пищеварительного тракта специализированы и выполняют различные функции (рис. 21.4 и 21.5).

У большинства животных вблизи входного отверстия пищеварительного тракта расположены структуры, необходимые для размельчения пищи. У млекопитающих — это зубы, у черепах и птиц — клюв, у дождевых червей, насекомых, большинства птиц и крокодилов — мускульный желудок со специальными твердыми выростами или набитый камешками. Механическое размельчение пищи увеличивает поверхность пищевых частиц, повышая эффективность

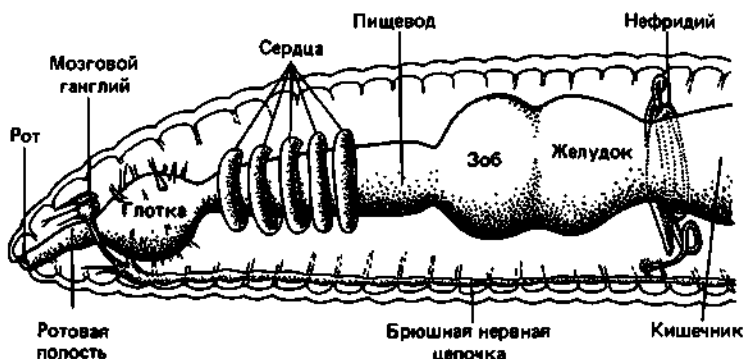


Рис. 21.5. Передняя часть пищеварительного тракта дождевого червя (показана синим).

химического воздействия пищеварительных ферментов. У дождевых червей и у некоторых членистоногих, например, имеется не только глотка, втягивающая пищу, но и зоб позади глотки, представляющий собой большую тонкостенную полость, в которой скапливается пища. За ним расположен *жевательный желудок* — мускулистая толстостенная камера, выстилка которой снабжена твердыми выступами, напоминающими зубы; при сокращении мышечных стенок они раздробляют пищу на мелкие частицы. Перетертая или раздробленная пища подвергается затем действию пищеварительных ферментов. Высвободившиеся питательные вещества всасываются в нижележащих отделах пищеварительного тракта. Собственно переваривание и всасывание пищи происходит в кишечнике. В верхних отделах кишечника выделяются ферменты, а следующие его отделы специализированы для всасывания питательных веществ. Нередко в клетках, выстилающих стенки кишечника, происходит некоторое переваривание пищи по мере всасывания питательных веществ из кишечника в кровь. У многих моллюсков и членистоногих имеются крупные пищеварительные железы, в которых происходит внутриклеточное пищеварение. Пищеварительные тракты многих животных снабжены небольшими слепыми *выростами*, в которых пища задерживается для более полного усвоения.

21.3. Пищеварение у человека

Поскольку человек — существо всеядное, питающееся как растительной, так и животной пищей, его пищеварительный тракт избежал крайней специализации, характерной для многих других позвоночных. Так, например, все зубы у нас примерно одной величины. Передние зубы, или *резцы*, по форме напоминающие долото или стамеску, откусывают мелкие кусочки пищи от большого куска. Заостренные клыки помогают удерживать пищу. Расположенные в глубине рта уплощенные *коренные* зубы, или *моляры*, перетирают пищу, превращая ее в кашу. Тем временем из слюнных желез в полость рта через расположенные под языком протоки поступает слюна. Слюна содержит фермент, расщепляющий крахмал, так что если пища достаточно долго находится во рту, она уже частично переваривается. Возможно, еще более важная функция слюны заключается в смачивании пищи, с тем чтобы она не царапа-

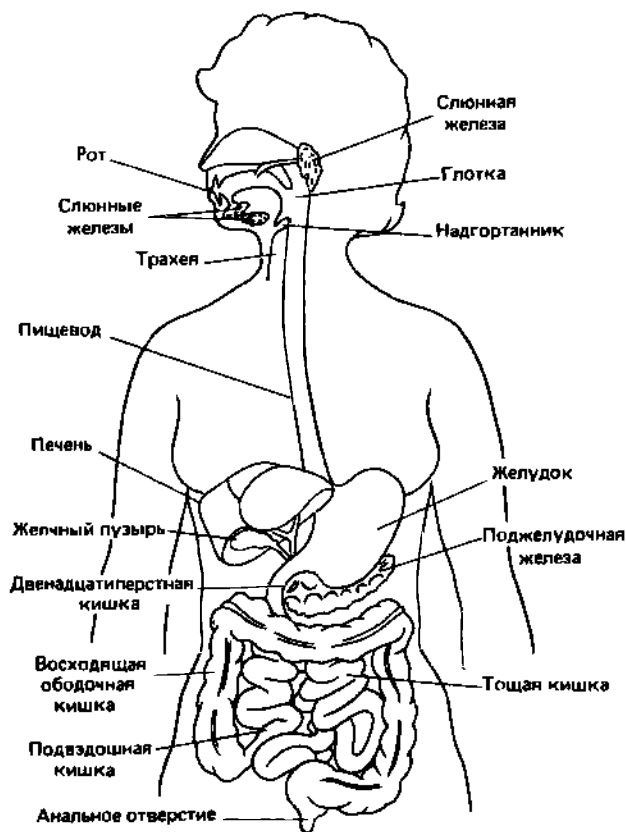


Рис. 21.6. Пищеварительный тракт человека.

ла нежные ткани, выстилающие пищеварительный тракт. Пережеванная влажная пища заглатывается и проходит через *глотку* (горло) в пищевод, соскальзывая по *надгортаннику*, который играет роль дверцы, не позволяющей пище попадать в дыхательные пути (рис. 21.6).

Из пищевода пища поступает в *желудок*, выполняющий несколько функций. Прежде всего это самая широкая часть пищеварительного тракта, где пища накапливается и на некоторое время задерживается, чтобы затем поступать небольшими порциями в *кишечник*. Наличие желудка позволяет нам принимать пищу достаточно редко и освобождает время для прочих дел. В результате сокращения мышечных стенок желудка пища перетирается, пока не приобретает консистенцию жидкого супа. Железы желудка выделяют желудочный сок, содержащий соляную кислоту; поэтому содержимое желудка имеет сильно кислую реакцию. Железы желудка выделяют также фермент *пепсин*, разлагающий белки. Высокая кислотность содержимого желудка необходима для работы пепсина. Пепсин расщепляет коллаген, содержащийся в соединительнотканых компонентах мяса. Только позвоночные способны синтезировать пепсин, и, не будь у них этой способности, они не могли бы переваривать большую часть потребляемой ими мясной пищи.

Но если соляная кислота и пепсин способны переваривать почти любую мышечную ткань, то почему же желудок не переваривает сам себя? Это объясняется тем, что слой слизи, выстилающей стенки желудка, защищает ее

от действия соляной кислоты и пепсина. И все же жизнь клеток слизистой оболочки желудка очень коротка; эта оболочка теряет около полумиллиона клеток в минуту, а каждые три дня происходит полное обновление всех ее клеток. Если клетки желудка выделяют недостаточно слизи, чтобы защитить себя от действия кислоты и пепсина, то возникают язвы. Язвы образуются также в пищеводе и двенадцатиперстной кишке (рис. 21.6), если эти участки пищеварительного тракта подвергаются чрезмерному действию кислоты, содержащейся в желудочном соке. Риск возникновения язвы возрастает в стрессовых условиях; неизвестно, однако, каким образом состояние стресса приводит к нарушениям нормального функционирования желудка. Существует множество дорогостоящих лекарств и процедур для страдающих язвенной болезнью, но самое простое средство состоит в том, чтобы избегать стрессов и щадить желудок, принимая пищу малыми порциями.

Таблица 21.5. Некоторые пищеварительные ферменты млекопитающих

Место образования	Фермент	Функция
Слюнные железы	Амилаза	Расщепление крахмала и гликогена » белков триглицеридов крахмала и гликогена
Желудок	Пепсин	
Поджелудочная железа	Липаза	
	Амилаза	
	Трипсин	белков
	Химотрипсин	
	Карбоксипептидаза	
Тонкий кишечник	Рибонуклеаза	РНК
	Дезоксирибонуклеаза	ДНК
	Аминопептидазы	белков
	Липазы	триглицеридов
	Глюкоамилаза	дисахаридов
	Лактаза	
	Сахараза	

Содержимое желудка небольшими порциями проталкивается в двенадцатиперстную кишку – верхний отдел тонкого кишечника. В двенадцатиперстной кишке выделяемый печенью бикарбонат натрия нейтрализует кислую реакцию содержимого желудка, и именно здесь пища в основном и переваривается при участии ферментов, выделяемых поджелудочной железой и клетками, выстилающими двенадцатиперстную кишку. Большая часть переваренной пищи и большая часть воды всасываются через стенки тонкого кишечника в кровь.

Непереваренные остатки пищи поступают в толстый кишечник, содержащий миллионы бактерий. Стенки толстого кишечника всасывают воду и минеральные вещества, а также витамин К, синтезируемый обитающими в кишечнике бактериями, и проталкивают непереваренные остатки в прямую кишку. Дефекация (выталкивание фекалий) происходит путем сокращения стенок прямой кишки при расслаблении анального сфинктера – кольцевой мышцы, окружающей дистальный конец прямой кишки.

Всасывание

Ежедневно в кровь из кишечника всасывается около 10 л жидкости. Из них 1,5 л – это жидкость, которую мы выпиваем, а около 8,5 л – жидкость, содержащая слизь и пищеварительные ферменты и выделяемая самим организмом. Всасывание происходит главным образом в тонком кишечнике.

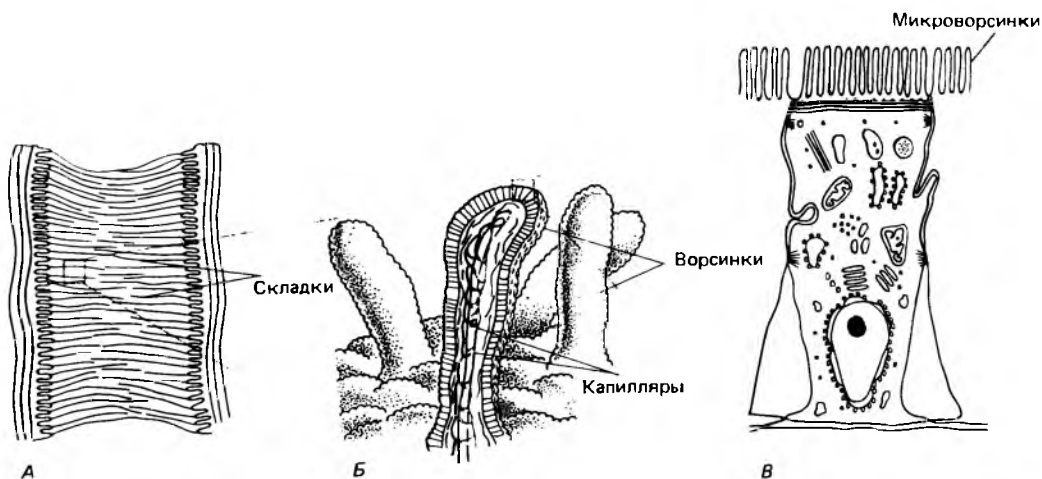
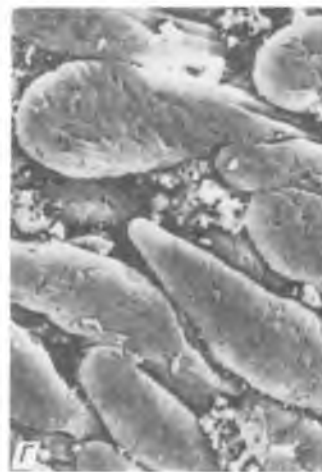


Рис. 21.7. Площадь поверхности тонкого кишечника очень велика, и через эту поверхность всасываются питательные вещества. **А.** Выстилка кишечника образует множество складок. **Б.** От внутренней поверхности кишечника отходят пальцевидные выросты – ворсинки. **В.** Мембрана клеток, образующих поверхность этих ворсинок, в свою очередь покрыта микроворсинками. Всасывающая поверхность тонкого кишечника человека по площади примерно равна теннисному корту. **Г.** Микрофотография поверхности тонкого кишечника мыши, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа ($\times 550$).



Стенки желудка всасывают только жирорастворимые вещества, такие, как алкоголь и некоторые лекарственные препараты. Стенки кишечника замечательно приспособлены для всасывания. Их выстилка образует складки и покрыта ворсинками, которые в свою очередь покрыты микроворсинками, длиной около 1 нм каждая (рис. 21.7). Такое строение в огромной степени увеличивает площадь внутренней поверхности кишечника. Клетки, выстилающие кишечник, содержат большие количества пищеварительных ферментов, которые, по-видимому, расщепляют молекулы питательных веществ при прохождении их через эти клетки.

В стенках толстого кишечника всасываются в основном натрий, другие ионы и вода; благодаря этому с фекалиями из организма выводится ежедневно лишь около 100 мл воды и небольшое количество неорганических ионов. Фекалии состоят на три четверти из воды и на одну четверть из твердого материала; 30% твердого материала составляют обитающие в кишечнике бактерии, 15% – неорганические вещества, 3% – белки, 20% – жиры и 30% – различные непереваренные компоненты пищи.

21.4. Питание и пищеварение у растительноядных

Нам с вами нелегко представить себе все те проблемы, с которыми связано питание у растительноядных животных. Мы тратим на еду в общей сложности около часа в день. Наша пища богата питательными веществами. Для того чтобы получить необходимое количество питательных веществ, нам нет необходимости потреблять большие количества пищи, поскольку в наш рацион входят мясо, молоко и яйца, а растительную пищу мы концентрируем путем предварительной обработки. В сыром виде растительная пища обычно содержит очень много воды и плохо перевариваемых волокон и сравнительно мало питательных веществ. (Напомним, что в растительных клетках имеются крупные, наполненные водой вакуоли, а клеточные стенки состоят в значительной степени из целлюлозы. Связи, которыми соединены глюкозные единицы в молекуле целлюлозы, отличаются от аналогичных связей в крахмале и гликогене (см. рис. 9.20), и относительно немногие организмы синтезируют ферменты, способные расщеплять эти связи, что необходимо для усвоения целлюлозы.) Поэтому растительноядные животные, для того чтобы получить достаточное количество питательных веществ, должны тратить на еду очень много времени. Неудивительно, что некоторые из них едят лишь те части растений, которые наиболее богаты питательными веществами, такие, как семена и корни. Животные же, извлекающие питательные вещества в основном из стеблей и листьев или же щиплющие траву, должны питаться почти непрерывно. Разрушение клеточных стенок и усвоение целлюлозы представляют для них важные проблемы.

Большинство растительноядных насекомых не могут переваривать целлюлозу (рис. 21.8). Их ротовой аппарат приспособлен к тому, чтобы разрушать или прокалывать клеточные стенки, с тем чтобы добраться до содержимого клеток. Одна из причин, по которым саранча и другие прямокрылые столь прожорливы, состоит в том, что они используют лишь малую часть поедаемой ими пищи, а поэтому для получения необходимого количества питательных веществ они должны есть очень много. Около половины съеданной ими растительной массы, в частности клеточные стенки и зерна крахмала, выделяются с фекалиями, не претерпев никаких изменений. (Существуют и неко-



Рис. 21.8. Гусеница махаона, кормящаяся на стебле растения. (Paul Feeny.)

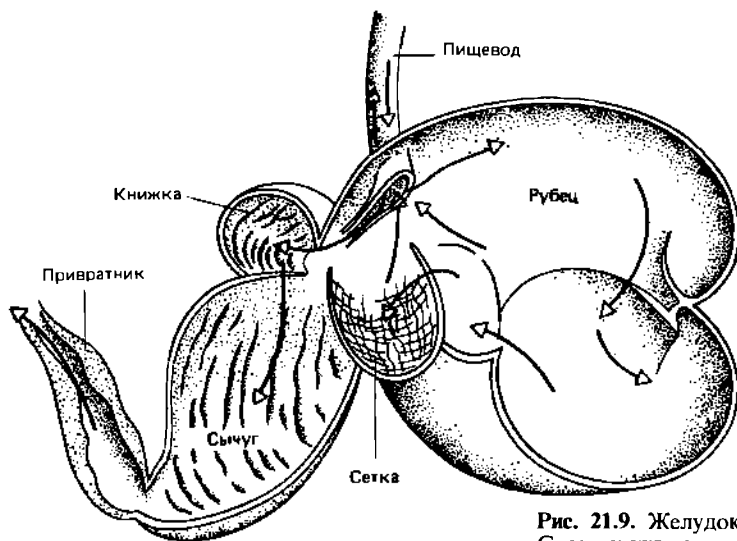


Рис. 21.9. Желудок жвачного животного. Стрелки указывают направление движения пищи.

торые исключения, например термиты, питающиеся древесиной. В их кишечнике обитают одноклеточные организмы, которые выделяют ферменты, расщепляющие древесину.)

В отличие от растительноядных насекомых у большинства растительноядных млекопитающих в специальном отделе кишечника обитает множество микроорганизмов. Среди этих микроорганизмов есть бактерии, способные расщеплять целлюлозу на простые сахара. Затем бактерии расщепляют эти сахара в процессе брожения до малых органических молекул, потребляемых как бактериями, так и самими животными. У некоторых растительноядных целлюлоза переваривается в слепой кишке, отходящей от пищеварительного тракта на границе между толстым и тонким кишечником. Аппендикс человека представляет собой, вероятно, рудиментарную слепую кишку, размеры которой сильно уменьшились в процессе эволюции, по мере сокращения доли растительной пищи в его рационе.

Самой высокой сложности процесс пищеварения с помощью микроорганизмов достигает у жвачных, таких, как крупный рогатый скот, олени и овцы. Жвачные — это млекопитающие, у которых передняя часть пищеварительного тракта распадается на несколько отделов. Пища сначала поступает в камеры, называемые рубцом и сеткой (рис. 21.9). Рубец — это самая объемистая часть пищеварительного тракта. Стенки рубца не имеют желез и выстланы прочной рогоподобной кутикулой. Вместе с пищей в рубец изливается большое количество слюны, обладающей слабо щелочной реакцией. Поэтому содержимое рубца тоже слабо щелочное. В рубце пища подвергается предварительной обработке в результате воздействия ферментов слюны, а также деятельности огромного количества микроорганизмов (бактерий, простейших), ферменты которых расщепляют клетчатку, составляющую значительную часть пищи жвачных. Затем животное отрыгивает содержимое рубца в ротовую полость и начинает ее вновь пережевывать («жевать жвачку»). Обработанная таким образом пища вторично проглатывается и на этот раз попадает в сычуг, который и представляет собой, строго говоря, желудок; реакция в нем, как и



Рис. 21.10. Овца. Сравнительно небольшие размеры и важное экономическое значение сделали овец предметом большинства эксперимен-

тальных исследований процессов пищеварения у жвачных животных.

у всех млекопитающих, кислая. В сычуге происходит дальнейшее переваривание пищи под действием выделяемых его железами соляной кислоты и пепсина. Из сычуга через пилорическую его часть пища поступает в кишечник.

21.5. Симбиотические бактерии

Описанные выше кишечные микроорганизмы находятся в симбиозе с млекопитающими, в организме которых они обитают. *Симбиозом* (в буквальном смысле – сожительство) называют такие взаимоотношения между двумя организмами, при которых каждый организм извлекает пользу от присутствия другого и не может существовать без него. Например, воловья птица, обитающая в Африке, проводит большую часть жизни, выклеывая паразитов из шкуры африканских растительноядных млекопитающих. Птица при этом обеспечена пищей, а млекопитающее избавляется от паразитов, которые могли бы угрожать его здоровью.

Симбиотические бактерии обитают как в пищеварительном тракте, так и на поверхности тела почти всех позвоночных животных; эти бактерии необходимы животному организму для нормальной жизнедеятельности. Для научных исследований животных иногда выращивают в стерильных условиях. Такие животные, не обладающие обычным набором симбиотических бактерий, гораздо слабее, чем их нормальные сородичи. Многие стерильные животные гибнут от бактериальных инфекций, не причиняющих вреда нормальным животным. В чем же преимущество жизни в столь тесном контакте с симбиотическими бактериями?

Симбиотические бактерии, обитающие в пищеварительном тракте человека («кишечные симбионты»), снабжают его витаминами, аминокислотами и энергией. Некоторые бактерии синтезируют аминокислоты из мочевины и аммиака, на что животные не способны. Это особенно важно, если пища содержит мало белков. Лучше всех используют кишечных симбионтов жвачные, пищеварительный тракт которых населяет множество бактерий, синтезирующих витамины; благодаря этому их потребность в витаминах гораздо меньше, чем



Рис. 21.11. Симбиоз. Эта антарктическая рыбка (голова видна в левой части фотографии) прячется в шупальцах определенного вида актиний. Стрекательные органы актинии обеспечивают рыбе защиту от врагов. Время от времени

рыбка выходит из своего убежища, чтобы добыть какого-нибудь рачка или другую пищу, которую она съедает, вернувшись обратно. Актиния питается объедками, которые рыбка роняет изо рта во время еды. (U. S. Navy.)

у животных, менее «заселенных» микроорганизмами. Было подсчитано, что симбиотические бактерии жвачных используют около 6% энергии, высвобождающейся в кишечнике жвачных. (Как уже указывалось, часть этой энергии возвращается хозяину, когда он переваривает микроорганизмы.) Взамен жвачные получают витамины, аминокислоты, жирные кислоты и энергию, которые без бактерий оставались бы для них недоступными. (Кроме того, 18% энергии, получаемой жвачными с пищей, в конце концов переходит в метан, что превращает вскрытие коровьих желудков в столь неприятную процедуру.)

Кроме кишечных бактерий, с животными сосуществуют бактерии, живущие на отмерших клетках кожи, и паразитические бактерии, обитающие в живых тканях. Так называемая флора человека включает *Staphylococcus epidermidis*, обитающих на коже, *Staphylococcus aureus* – в ноздрях и *Bacteroides fragilis* и *Escherichia coli* – в кишечнике. Основная польза от этих обычных обитателей состоит в том, что они конкурируют с патогенными (т.е. болезнетворными) бактериями за местообитания и пищу, снижая тем самым численность болезнетворных бактерий, которые могли бы обосноваться в нашем организме. Некоторые бактерии производят также антибиотики, подавляющие рост других микроорганизмов. Посторонние бактерии заселяют кожу, кишечник и слизистые оболочки легче, если бактерий, находящихся там обычно, удалить путем специальных промываний или каким-либо иным способом. Вместе с тем компоненты нормальной флоры данного животного могут вызывать заболевания, если они поселяются в тканях, где их обычно не бывает. Так, *E. coli* может вызывать цистит (воспаление мочевого пузыря), а *Staphylococcus aureus* – серьезные инфекции, если попадет в раны; вот почему хирурги во время операции надевают маски. Но, вообще говоря, населющие нас бактерии – желанные гости.

21.6. Функции печени у млекопитающих

Хотя печень и не является частью пищеварительного тракта, она играет жизненно важную роль в питании. Основная функция печени состоит в том, что одни вещества она извлекает из крови, а другие вводит в кровь. Правда, небольшая часть печени, так называемый *желчный пузырь*, непосредственно соединена с тонким кишечником *желчным протоком*; выделяемая желчным пузырем желчь поступает через этот проток в двенадцатиперстную кишку. Желчь представляет собой смесь различных солей, билирубина (образующегося при расщеплении гемоглобина, поступающего в печень из крови), холестерина и жирных кислот. (Так называемые «камни» образуются в желчном пузыре, когда холестерол выпадает в осадок из желчи.) Желчь выполняет в кишечнике две функции: во-первых, она действует как детергент, раздробляя жиры на мелкие капельки, которые легко усваиваются, а во-вторых, способствует всасыванию жиров из пищеварительного тракта. Поэтому при хирургическом удалении желчного пузыря, к которому иногда приходится прибегать, нарушается всасывание жиров из кишечника.

Продукты переваривания питательных веществ, всосавшиеся в кровь из кишечника, поступают через воротную вену печени непосредственно в печень. Прежде чем богатая питательными веществами кровь разносится по остальным частям тела, она проходит через печень, которая может изменять концентрации отдельных веществ и даже их химическую структуру. Печень играет решающую роль в детоксикации любых ядовитых веществ. Кроме того, она запасает питательные вещества, поступающие из кишечника, видоизменяет их биохимически и регулирует скорость их повторного поступления в кровь. Так, например, печень извлекает из крови глюкозу при помощи гормона инсулина, перерабатывает ее в полисахарид гликоген и запасает его впрок. Когда уровень глюкозы в крови понижается, печень расщепляет гликоген и возвращает образующуюся при этом глюкозу в кровь.

В печени синтезируются также многие белки крови, поступающие туда по мере необходимости. Кроме того, в печени от избыточных аминокислот отщепляется азот, который затем в форме мочевины выводится из организма почками. Печень и почки в основном ответственны за регуляцию концентрации различных веществ в крови. Поэтому серьезные заболевания печени или ее повреждения быстро приводят к смерти.

21.7. Запасы питательных веществ и их использование

Более половины калорий, расходуемых нами ежедневно, затрачивается на мышечную работу. Работа мышц направлена главным образом на поддержание нормальной температуры тела. Сокращение крошечных мышц, о существовании которых мы даже не подозреваем, приводит к высвобождению тепла и согреванию тела. Именно поэтому зимой, особенно в плохо отапливаемых помещениях, мы расходует больше энергии. Остальная энергия расходуется на такие виды активности, как извлечение из крови продуктов обмена и образование мочи, деятельность нервной системы и т.п. Затраты энергии на эти цели мало меняются изо дня в день.

Запасы углеводов в организме (дело гликогена в печени и мышцах) могли бы удовлетворять энергетические потребности организма в отсутствие каких-либо других источников энергии лишь в течение примерно 12 ч. Вместе с тем человек среднего веса может обычно обходиться без пищи в течение по край-



Рис. 21.12. Расходование запасов питательных веществ в процессе голодания. В начале голодания жиры составляли 15% веса тела.

ней мере 6 нед. Источником энергии при этом служат жировые отложения (рис. 21.12). Животным, впадающим зимой в спячку, когда температура тела и скорость метаболизма понижены, жировых запасов, накопленных в результате усиленного поглощения пищи осенью, хватает на долгие месяцы. Данное весовое количество жира содержит в себе примерно вдвое больше энергии, чем такое же количество углеводов или белков; поэтому способ хранения энергетических запасов в виде жиров более экономичен. Жиры запасаются в клетках *жировой ткани*, располагающихся обычно под кожей, между мышечными волокнами, в молочных железах и на ягодицах, между петлями кишечника и в других участках тела. Между жировой тканью и кровью происходит непрерывный обмен жирами: в жировой ткани каждая молекула жира обновляется примерно раз в три недели.

21.8. Регуляция питания

Процесс питания регулируется двумя системами: долгосрочной и краткосрочной. Долгосрочная система регуляции обеспечивает поддержание в организме достаточного запаса питательных веществ. Эта регуляция может изменяться под действием гормонов: например, гормоны могут побуждать сытое животное потреблять больше пищи и создавать дополнительные жировые запасы перед тем, как должны родиться или вылупиться его голодные потомки, или же перед зимней спячкой. Краткосрочная система обеспечивает регулярное питание животных изо дня в день, с тем чтобы пища проходила по кишечнику более или менее непрерывно.

Механизмы регуляции питания изучены недостаточно. В мозгу имеются различные центры, при возбуждении которых животное начинает или, наоборот, прекращает потреблять пищу, а также центры, ответственные за выбор пищи. Существуют различные гипотезы о том, какие факторы вызывают раздражение этих центров у нормальных животных, однако однозначных ответов пока не найдено.

Привычка — один из основных факторов, влияющих на краткосрочную регуляцию питания. Люди, привыкшие питаться трижды в день, испытывают чувство голода и мышечные сокращения желудка («голодные спазмы»), пропустив хоть одну трапезу. В отличие от них люди одинокие или работающие

так напряженно, что забывают о еде, часто могут пропустить обед, не чувствуя голода. При растяжении желудка соответствующие центры в головном мозгу подавляются, что и вызывает чувство сытости, возникающее после обильной трапезы. Однако люди и животные, у которых пища никогда не попадает в желудок (в пищевод вставлена трубка, через которую пища выводится из организма, прежде чем она достигнет желудка), съев некоторое количество пищи, также чувствуют себя сытыми. Это свидетельствует о том, что информация о количестве пищи, прошедшей через рот, каким-то неизвестным образом попадает в мозг.

Начиная с шестидесятых годов, страховые компании стали вносить поправки в таблицы «идеального веса» (табл. 21.6), поскольку специальные исследования показали, что люди, вес которых превышает «идеальный» иногда на целых 20%, живут дольше, чем обладатели «идеального веса». Последние исследования, проведенные на очень больших выборках американских женщин в возрасте между 49 и 60 годами, показали, что при росте от 160 до 168 см и весе от 57 до 89 кг смертность одинакова. Для женщин, вес которых выходит за эти достаточно широкие рамки, вероятность смерти от самых разных причин, начиная от инфаркта и кончая гриппом или раком, значительно выше. Что касается мужчин среднего возраста, то смертность среди тех из них, вес которых на 20% выше рекомендуемого, оказалась значительно ниже, чем у обладателей «идеального веса». (Следует напомнить, что как и при любых других исследованиях, устанавливающих корреляцию между какими бы то ни было факторами и состоянием здоровья, причинно-следственные связи при этом выявлены не были. Эти исследования вовсе не «доказывают», что вес тела влияет на смертность. Может, например, оказаться, что очень тучный или, наоборот, очень худой человек тучен или худ вследствие некоторых особенностей своей нервной системы, которые одновременно влияют также на шансы дожить до преклонного возраста.) Если вы многократно сбрасываете вес, но всякий раз возвращаетесь к весу, который выше «идеального», то весьма возможно, что ваш долгосрочный регулятор «настроен» именно на этот более

Таблица 21.6. Желательный вес тела, кг

Рост, см	Худощавые		Нормальные		Полные	
	женщины	мужчины	женщины	мужчины	женщины	мужчины
145	48		51		55	
147	49		53		56	
150	50		54		57	
152	51	53	55	57	58	60
155	53	55	56	58	59	62
157	54	56	58	59	61	63
160	56	58	59	61	63	64
162	58	59	61	63	65	66
165	59	61	63	64	67	67
168	61	63	64	66	68	69
170	63	64	66	68	70	71
173	64	66	68	70	72	73
175	66	68	70	72	73	75
178	68	70	72	73	75	76
180	70	72	73	75	76	79
183	72	74	75	77	78	82
185		77		80		95
188		81		83		87
190		83		85		90

высокий вес и что, следовательно, вы ничуть не менее здоровы, чем ваши худощавые друзья. Вам, вероятно, следует бросить бесполезную борьбу с «избыточным» весом, следить за здоровьем и надеяться на то, что представления о здоровом телосложении, бытовавшие в XVII в., вернутся еще при нашей жизни!

Почему животные едят ту или иную пищу и пренебрегают другой – проблема еще более сложная и еще менее изученная. В отношении плотоядных дело обстоит сравнительно просто, поскольку они едят пищу, содержащую много питательных веществ и обычно нетоксичную. Плотоядные быстро научаются избегать пищу с неприятным вкусом. Вы могли сами убедиться в этом, если вам приходилось видеть кошку, напавшую на жабу.

Всеядные и растительноядные оказываются в гораздо более трудном положении. Многие растения содержат вещества, ядовитые для животных. Еще больше таких растений (в их число входят и многие растения, обычно потребляемые человеком), которые ядовиты, если потреблять их в больших количествах. Очень немногие растительноядные питаются растениями лишь какого-либо одного вида, поскольку ни один вид растений не содержит всей сложной смеси макро- и микрокомпонентов, необходимых животному. (Такие животные, как панда и коала, питающиеся одним-единственным видом растений на протяжении длительных периодов времени, получают некоторые необходимые им питательные вещества из растений других видов, потребляемых ими на определенных стадиях жизненного цикла.) Овца, пасущаяся на лугу, где растут самые различные растения, добавляет к своей диете по одному новому виду за раз и поедает его при этом в небольших количествах. Возможно, что таким образом долгосрочная регулирующая система располагает достаточным временем, чтобы «сообщить», съедобен этот новый вид или ядовит. При помощи такой системы растительноядное животное может выработать сбалансированный рацион, потребляя множество разных видов. Всеядные животные, такие, как свинья и человек, и даже такие плотоядные, как собака, могут вести себя сходным образом. В одном эксперименте двухлетних детям каждый день предлагали на выбор самую разную пищу. Если эксперимент проводился в течение нескольких дней, то выбор был очень индивидуален: один ребенок ел только бобы, другой – ничего, кроме крутых яиц. Когда же эксперимент продолжали целый месяц, то суммарный рацион детей оказался очень хорошо сбалансированным и содержал все необходимые питательные вещества.

Одна из причин, по которой животные могут составить себе правильный рацион, состоит в том, что особенно аппетитной им кажется та пища, в которой нуждается организм. У животного, долгое время испытывавшего недостаток в жирах, возникает тяга именно к жирной пище. Дети, которым недостает кальция, начинают отковыривать от стен известку, состоящую в основном из углекислого кальция, и поедать ее. Когда у работающих на жаре людей в результате интенсивного потоотделения возникает недостаток соли в организме, то подсоленная вода кажется им очень вкусной, хотя в других условиях ее вкус показался бы им отвратительным. Возникновение потребности в определенных продуктах – свойство очень ценное, поскольку оно побуждает животных отыскивать и поедать именно ту пищу, в которой нуждается их организм (рис. 21.13). Многие люди испытывают почти неутолимую потребность в сахаре. Это, вероятно, эволюционный пережиток, сохранившийся с тех времен, когда основным источником сахара для человека были фрукты. Примерно до XVIII в. тяга к сахару была полезным свойством, поскольку побуждала

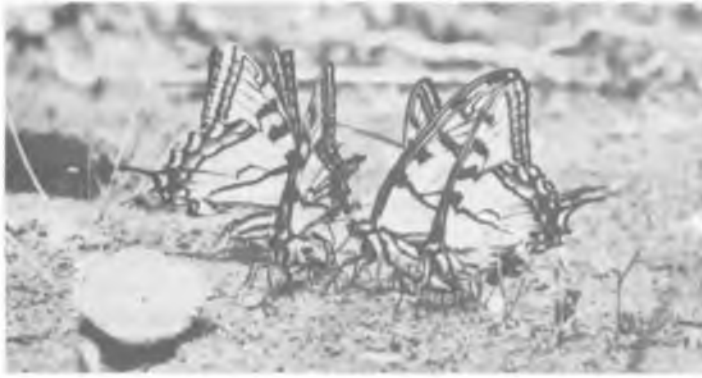


Рис. 21.13. Бабочки «слизывают» соль с песка, получая таким образом необходимые им минеральные вещества. (Paul Feeny.)

людей есть фрукты, которые помимо углеводов содержат также витамины и минеральные вещества. К сожалению, в наши дни чистый сахар, обладающий низкой питательной ценностью, стал таким доступным, что тяга к сладкому превратилась в главную причину ожирения и разрушения зубов.

Краткое содержание главы

В отличие от растений животные не могут сами синтезировать нужную им пищу. Поэтому рацион животных должен содержать различные органические и неорганические вещества, необходимые для метаболизма, роста и покрытия затрат энергии. Всем животным требуются жиры, углеводы и белки (макрокомпоненты), а также витамины и минеральные вещества.

В процессе пищеварения крупные молекулы питательных веществ расщепляются на небольшие молекулы, которые всасываются через стенки кишечника. У позвоночных пищеварительные ферменты выделяются слюнными железами, поджелудочной железой и стенками желудка и тонкого кишечника. В организме многих животных, в особенности растительноядных позвоночных, обитает множество различных микроорганизмов, которые в качестве симбионтов населяют пищеварительный канал и в свою очередь способствуют пищеварению. Переваренная пища всасывается в кровь через стенки тонкого кишечника, обладающие огромной поверхностью.

Очень важную роль в пищеварении играет печень, определяющая судьбу всасываемых в кровь веществ. Она перерабатывает избыток глюкозы в гликоген и запасает его, синтезирует из аминокислот, содержащихся в переваренной пище, многие белки крови, обезвреживает ядовитые вещества и переводит соединения азота и другие продукты обмена веществ в соединения, которые могут выводиться из организма через почки. Избыток углеводов и белков в организме перерабатывается в жиры, которые запасаются в клетках жировой ткани.

Питание регулируется долгосрочной и краткосрочной системами, которые еще недостаточно изучены. Эти системы обеспечивают эффективную работу

пищеварительного тракта и поддержание в организме животного необходимого запаса жиров. У животных имеются сложные регуляторные системы, которые определяют, чего и сколько они должны потреблять.

Проверьте себя

1. Против каждого из приведенных слева пунктов поставьте один или несколько классов питательных веществ, перечисленных справа:

1) неорганические питательные вещества	а) белки
2) макрокомпоненты, незапасаемые организмом	б) углеводы
3) могут служить источником энергии для обмена веществ	в) жиры
4) запасаются в жировой ткани	г) водорастворимые витамины
5) органические вещества, стимулирующие в малых количествах метаболические реакции	д) жирорастворимые витамины
6) перевариваются ферментами слюны	е) минеральные соли
7) всасываются стенками толстого кишечника	
2. Орган, в котором завершается процесс пищеварения у человека:
 - а) рот;
 - б) желудок;
 - в) тонкий кишечник;
 - г) толстый кишечник;
 - д) прямая кишка.
3. У человека белки перевариваются ферментами, которые выделяют:
 - а) желудок, поджелудочная железа и слюнные железы;
 - б) печень, слюнные железы, поджелудочная железа и тонкий кишечник;
 - в) слюнные железы, желудок, поджелудочная железа и тонкий кишечник;
 - г) печень, желудок, поджелудочная железа и тонкий кишечник;
 - д) желудок, тонкий кишечник и поджелудочная железа.
4. Чего из перечисленного ниже симбиотические микроорганизмы не делают?
 - а) использование пищи хозяина для собственного питания;
 - б) размножение;
 - в) образование желчи;
 - г) расщепление веществ, которые хозяин не может переварить;
 - д) синтез витаминов, необходимых животному-хозяину.
5. Какую из перечисленных ниже функций печень млекопитающих не выполняет?
 - а) синтез пищеварительных ферментов, поступающих затем

- в кишечник;
- б) регуляция концентрации глюкозы и аминокислот в крови;
- в) извлечение азота из избыточных аминокислот и образование мочи;
- г) синтез белков плазмы крови;
- д) детоксикация ядовитых веществ.

Вопросы для обсуждения

1. Растительоядные редко могут существовать, питаясь растениями какого-либо одного вида (например, зерновые содержат недостаточное количество триптофана – аминокислоты, необходимой животным; многие растения содержат слишком мало натрия). Вероятно, в процессе эволюции это сложилось не случайно. Какой в этом «смысл» для растений?
2. Почему после богатой белками трапезы дольше не испытываешь голода, чем после еды, состоящей в основном из углеводов?
3. Проследите за судьбой кусочка пиццы в пищеварительном тракте человека (состав пиццы: тесто – углеводы и различные витамины группы В; сыр – белки, жиры, кальций, фосфор; помидоры – витамин С, калий; перец – витамин А, железо и целлюлоза).
4. Различного рода стрессовые воздействия на организм могут нарушить нормальное соотношение питательных веществ в организме. Например, при инфекционных заболеваниях возрастает скорость использования организмом витамина С. Как может организм реагировать на это, с тем чтобы компенсировать нарушения? Всегда ли такая компенсация требует соответствующего изменения рациона?

Очерк. Диета и сердечно-сосудистые заболевания

Причиной почти половины всех смертей в США являются *сердечно-сосудистые заболевания*. К ним относятся *гипертония* (повышенное кровяное давление), а также *атеросклероз* (уплотнение и закупорка артерий – кровеносных сосудов, несущих кровь от сердца к тканям). Сердечно-сосудистые заболевания приводят к смерти в результате инсульта и инфаркта (в результате тромбоза коронарных артерий, питающих мышцу сердца). С гипертонией можно бороться при помощи лекарственных препаратов, снижения веса или в крайних случаях резкого сокращения потребления натрия. Понизить поступление натрия в организм, придерживаясь нормального рациона, совершенно невозможно, поскольку большинство сырых продуктов содержит довольно много натрия, а многие полуфабрикаты содержат его еще больше, так как натрий входит в состав поваренной соли, консервантов и глутамата натрия. В одном исследовании было показано, что в сосиске, мясном пирожке и пироге с сыром (пицца) содержится больше натрия, чем в щедро посоленной порции жареного соломкой картофеля.

При атеросклерозе на внутренних стенках артерий откладываются липиды, в частности холестерол. При этом просвет кровеносных сосудов сужается, а их стенки становятся менее эластичными. Долгое время врачи считали, что атеросклероз зависит от содержания холестерола в крови. В нескольких по-

следних исследованиях было показано, что содержание холестерина в крови мало или даже вовсе не зависит от потребления холестерина и не имеет отношения к смертности от сердечно-сосудистых заболеваний.

Как показали недавние исследования, коронарная болезнь сердца более тесно коррелирует с концентрацией в крови не холестерина, а так называемых липопротеинов низкой плотности и липопротеинов высокой плотности (ЛНП и ЛВП соответственно). Холестерол переносится кровью не в свободном состоянии, а связанным с молекулами липопротеинов. Большая часть холестерина переносится молекулами ЛНП и ЛВП. Изучение белых и негров в США, а также жителей Израиля, Японии и Гавайских островов (т.е. самых разных людей), показали, что вероятность коронарной болезни сердца возрастает при повышенной концентрации ЛНП и пониженной концентрации ЛВП в крови. Обнаружилось также, что люди, для которых в силу их генотипических особенностей характерна постоянно высокая концентрация ЛВП или низкая концентрация ЛНП в крови, по-видимому, никогда не умирают от атеросклероза.

Высокая концентрация ЛВП в крови коррелирует с рядом факторов, при которых вероятность коронарной болезни, как это уже давно известно, понижена, а именно: она ниже у женщин (у них концентрация ЛВП примерно на 10% выше, чем у мужчин), у людей худощавых, тренированных, некурящих и потребляющих лишь умеренные количества алкоголя. Однако достоверных данных о снижении частоты коронарной болезни у людей, пытающихся изменить образ жизни с тем, чтобы перейти в группу пониженного риска, например старающихся похудеть или бегающих трусцой, нет. Обратите внимание, что все эти исследования говорят лишь о коррелятивных, а не о причинно-следственных связях. Поскольку сердечно-сосудистые заболевания развиваются в течение длительного времени, а эксперименты на людях невозможны в принципе, доказать существование причинно-следственных зависимостей для этих болезней очень трудно.

Исследования в этой сложной области еще далеки от завершения. Сейчас можно только сказать, что, по имеющимся на сегодняшний день данным, резкие изменения рациона не окажут существенного влияния на ваши шансы умереть от инфаркта, если только вы не страдаете ожирением.

Глава 22

Внутренняя среда организма

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Перечислить функции кожи, кровеносной, лимфатической, иммунной, дыхательной и выделительной систем.
2. Описать взаимосвязь крови с другими жидкостями тела.
3. Перечислить основные вещества, содержащиеся в крови; перечислить три типа клеток крови и охарактеризовать их функции.
4. Описать строение и функции сердца; указать основные функции артерий, вен и капилляров и различия между ними.
5. Описать два круга кровообращения, имеющиеся у птиц и млекопитающих, и перечислить селективные преимущества такого устройства кровеносной системы по сравнению с одним кругом кровообращения у рыб.
6. Сопоставить строение кровеносной и лимфатической систем.
7. Перечислить три характерные черты иммунного ответа и привести примеры каждой из них. Указать роль антигенов, антител, макрофагов и лимфатических узлов в иммунных механизмах организма.
8. Объяснить, почему при переливании крови необходимо, чтобы донор и реципиент обладали совместимыми группами крови по системе АВО.
9. Описать, каким образом Rh-отрицательность матери может повредить новорожденному.
10. Объяснить на примере оспы механизм действия вакцинации.
11. Описать перенос кислорода и двуокиси углерода кровью.
12. Описать, как происходят вдох и выдох, и объяснить, почему при этом воздух поступает в легкие и выходит из них.
13. Объяснить, каким образом газовый состав крови регулирует дыхание и как благодаря дыханию в крови устанавливается нужное соотношение газов.
14. Перечислить четыре типа веществ, выделяемых из организма человека легкими, кожей и почками.
15. Кратко описать механизм работы почек.
16. Описать влияние вазопрессина, потоотделения и сильного кровотечения на количество производимой организмом мочи.

17. Описать механизмы приспособления кровеносной системы к физическим нагрузкам и объяснить вклад каждого из них в поддержание гомеостаза.
18. Указать источник тепла в организме человека; перечислить механизмы, удерживающие тепло в организме и освобождающие его от избыточного тепла.

Физиология — это наука о функциях клеток, тканей и органов, или, в более общей форме, — о механизмах поддержания жизнедеятельности организма. Мы уже изучили работу пищеварительной системы. В этой и следующей главах мы рассмотрим физиологию других важных систем организма.

Условия, в которых могут жить клетки животного, очень ограничены. Об этом можно судить по тому, как трудно поддерживать в лабораторных культурах ткани, извлеченные из организма, а также по удивительному сходству жидкостей тела у всех животных. Поддержание постоянных условий, в которых живут клетки, — часть общего гомеостаза (homeo — одинаковый, stasis — состояние), который включает регуляцию температуры тела, концентрации питательных веществ, солей и растворенных газов в жидкостях, омывающих клетки и т.п. Одна из основных задач физиологии заключается в изучении гомеостаза и способности организма приспосабливаться к изменяющимся внешним условиям.

22.1. Жидкости тела

Существует много данных в пользу того, что первые организмы обитали в море; из морской воды они черпали питательные вещества и кислород и туда же выделяли конечные продукты обмена. Неограниченность морских просторов обеспечивала постоянный неограниченный источник необходимых веществ, а токсичные конечные продукты обмена разбавлялись в морской воде до пренебрежимо малых концентраций. Океан обеспечивал также почти постоянную температуру и необходимую влажность.

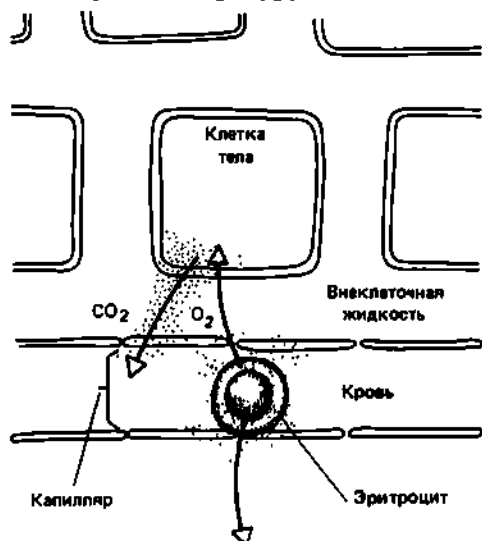


Рис. 22.1. Клетка обменивается кислородом и углекислым газом с внеклеточной жидкостью, из которой она получает все, что ей необходимо и куда она выделяет продукты жизнедеятельности.

Кровь и другие жидкости тела высших животных часто называют «плотным морем», поскольку они, находясь внутри организма животных, выполняют те же функции, которые морская вода выполняет для одноклеточных обитателей моря. Однако, кроме того, кровь осуществляет некоторые другие гораздо более сложные функции, которые морская вода обеспечить не может.

Внеклеточная жидкость окружает и омывает все клетки многоклеточных животных. Клетки получают все, что им необходимо, — аминокислоты, сахара, кислород, минеральные вещества — из внеклеточной жидкости, и в нее же они выделяют конечные продукты обмена, в основном образующуюся при дыхании двуокись углерода и соединения азота, образующиеся при расщеплении белков (рис. 22.1). Для благополучия клеток необходимо не просто наличие тех или иных веществ, но и определенное их соотношение и общая концентрация. Например, кислород может поступать (диффундировать) в клетку, только в том случае если его концентрация снаружи от клетки выше, чем внутри.

Можно сказать, что в общем функции большинства органов тела прямо или косвенно направлены на поддержание гомеостаза внутренней среды организма. Способность организма к поддержанию гомеостаза определяет, в каких условиях он способен существовать, причем условия эти ограничены для всех организмов. Человек, например, теряет способность к поддержанию постоянства внеклеточной жидкости при очень низкой температуре или в очень сухой среде; в таких условиях человек погибает. Однако, поскольку человек принадлежит к теплокровным животным, он в состоянии поддерживать температуру тела и водный баланс лучше, чем это могут делать многие другие организмы, что позволяет ему существовать в довольно разнообразных средах.

В этой главе мы рассмотрим, как различные вещества попадают во внеклеточную жидкость и как они удаляются из нее, а также роль кровеносной, дыхательной и выделительной систем в поддержании гомеостаза и некоторые регуляторные механизмы, управляющие этими системами.

22.2. Кровеносная система

Кровеносная система — это транспортная сеть организма, связывающая между собой все его части и снабжающая их кровью, жидкостью, выполняющей многообразные функции. Кровеносная система состоит из сердца, кровеносных сосудов и, разумеется, самой крови. *Сердце* — это мышечный насос, который, сокращаясь, проталкивает кровь по множеству трубок, называемых *кровеносными сосудами*. *Артерии* — это сосуды, по которым кровь течет от сердца к тканям и органам; *вены* — сосуды, по которым кровь возвращается к сердцу. Из артерий в вены кровь попадает по коротким тоненьким сосудам, называемым *капиллярами*. У артерий эластичные мышечные стенки, тогда как стенки вен более дряблые и внутренний диаметр вен обычно больше. Стенки капилляров очень тонкие (рис. 22.2). В дальнейшем мы увидим, что эти различия в строении сосудов связаны с их различными функциями.

Внеклеточная жидкость и капилляры. Хотя сердце и крупные сосуды составляют наиболее заметные части кровеносной системы, важнейшую роль в этой системе играют капилляры. Просвет капилляров настолько мал, что клетки крови проходят по ним только поодиночке, одна за другой; густая сеть капилляров (рис. 22.3) пронизывает практически каждый орган тела, в том числе толстые стенки сердца, а также стенки крупных артерий и вен.

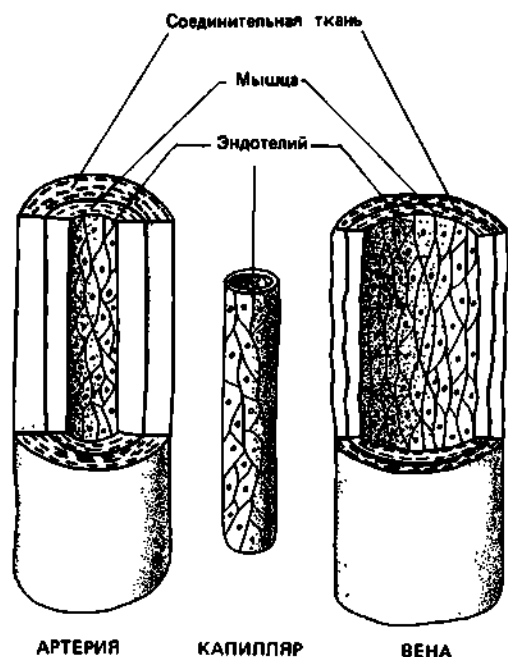


Рис. 22.2. Три основных типа кровеносных сосудов (масштаб не соблюден).

Стенки капилляров состоят из одного слоя клеток, причем обычно между соседними клетками есть узкие щели. Сокращения сердечной мышцы создают давление крови, в результате чего вода с растворенными в ней солями и питательными веществами проходит через эти щели. Однако клетки крови и молекулы большинства белков слишком велики, чтобы перемещаться таким образом. Молекулы некоторых липидов проходят через клетки, образующие стенки капилляров; кроме того, эти клетки переносят из крови во внеклеточную жидкость некоторые белки и жидкости, заключая их в особые капсулы, проходящие через цитоплазму (см. рис. 10.13).

Выходящая из крови жидкость становится частью внеклеточной жидкости. Большая часть этой жидкости поступает снова в капилляры, прежде чем они соединяются с венами, по которым кровь возвращается к сердцу, однако около 10% жидкости не попадает в сосуды. Иногда эта жидкость накапливается в организме: у беременных женщин, у женщин, пользующихся противозачаточными таблетками, и у людей, длительное время ведущих неподвижный образ жизни, из-за избытка жидкости иногда развиваются отеки. В норме, однако, избыток внеклеточной жидкости поступает в крошечные сосуды лимфатической системы, а затем возвращается в кровеносную систему через расположенную неподалеку от сердца вену (см. разд. 22.2).

Все жидкости тела связаны друг с другом. Внеклеточная жидкость контактирует с кровью и со спинномозговой жидкостью, омывающей головной и спинной мозг. Это означает, что регуляция состава жидкостей тела происходит централизованно. Если питательные вещества и кислород поступают в какую-либо часть системы, то они попадают и во все другие ее части. Благодаря этой непрерывности жидкостей тела такие обособленные органы, как почки и легкие, могут регулировать состав и количество веществ, поступающих во

Рис. 22.3. Капиллярное русло. На этой фотографии кровеносные сосуды белые, а кровь течет снизу вверх. В нижней части видна довольно крупная артерия, от которой отходят три пары более мелких сосудов. Артерии ветвятся, образуя все более тонкие кровеносные сосуды: в конце концов кровь доходит до сети тончайших капилляров, а из них в вены, которые видны в верхней части фотографии. (Biophoto Associates.)



все жидкости тела и выводимых из них. Обычно мы представляем себе транспортную систему организма как кровь, переносимую кровеносными сосудами от сердца к тканям и обратно; в действительности же эта система гораздо сложнее. Жидкости и растворенные в них вещества поступают в кровь и покидают ее; даже целые клетки могут проходить через щели между клетками стенок капилляров и попадать таким образом из крови во внеклеточную жидкость в различных частях тела.

Кровь. Хорошо знакомая всем красная жидкость, именуемая кровью, в действительности представляет собой ткань. Около половины объема крови

Таблица 22.1. Состав крови человека

Основные компоненты крови	Примечания
<i>Вода</i>	
<i>Соли</i>	
Натрия	
Калия	
Кальция	
Магния	
Хлорид-ион	
<i>Белки плазмы крови</i>	Вся кровь, за исключением форменных элементов крови – это плазма. Плазма крови, освобожденная от белков, называется сывороткой
<i>Форменные элементы крови</i>	
Лейкоциты	4,7–9,7 тыс. на 1 мкл
Эритроциты	3,6–5,5 млн. на 1 мкл
Тромбоциты	
<i>Вещества, переносимые кровью</i>	
Сахара	
Аминокислоты	
Жирные кислоты, глицерол	
Гормоны	
Конечные продукты азотистого обмена	Продукты расщепления белков
Углекислый газ	Продукт дыхания
Кислород	

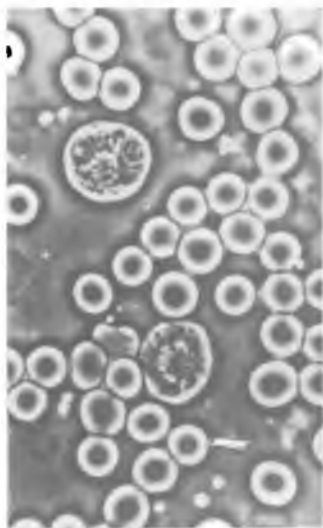


Рис. 22.4. Мазок крови. Мелкие клетки с темной центральной частью – эритроциты; более крупные клетки со сложной внутренней структурой – лейкоциты; едва заметные прозрачные тельца – «тени» эритроцитов, т.е. пустые клеточные мембраны.

составляет жидкая ее часть – *плазма* с растворенными в ней солями и белками; другую половину составляют клетки различных типов – *форменные элементы крови* (табл. 22.1). Форменные элементы крови делятся на три основные группы: белые кровяные клетки (*лейкоциты*), красные кровяные клетки (*эритроциты*) и кровяные пластинки, или *тромбоциты*. Все они образуются в *костном мозгу* (мягкая ткань, заполняющая полость трубчатых костей), хотя некоторые лейкоциты способны размножаться уже по выходе из костного мозга. Существует много различных типов лейкоцитов; большая их часть участвует в защите организма от болезней.

Эритроциты являются самыми многочисленными клетками крови (рис. 22.4); их основная функция состоит в переносе кислорода. Условия, при которых повышается потребность организма в кислороде, например жизнь на больших высотах или постоянная физическая нагрузка, стимулируют образование эритроцитов. Эритроциты живут в кровяном русле около четырех месяцев, после чего разрушаются. Состояние, при котором либо содержание эритроцитов в крови, либо содержание кислорода в эритроцитах ниже нормального, называется *анемией*. Анемия служит симптомом многих различных нарушений, при которых эритроциты либо образуются слишком медленно, либо разрушаются слишком быстро.

Тромбоциты играют важную роль в свертывании крови. Поврежденные ткани выделяют *гистамин* – вещество, усиливающее приток крови к поврежденному участку и способствующее выходу жидкости и белков системы свертывания крови из кровотока в ткань. В результате сложной последовательности реакций быстро образуются тромбы, которые останавливают кровотечение. Тромбы препятствуют также проникновению в рану бактерий и других чужеродных факторов. Лейкоциты поглощают проникших в рану бактерий и поврежденные клетки, а в конечном итоге гибнут сами. При серьезном местном воспалении скопление мертвых лейкоцитов образует гной.

Кровообращение. Кровь проталкивается по кровеносной системе в результате сокращений сердца. У низших беспозвоночных, например у рыб, сердце проталкивает кровь по артериям к жабрам. Здесь кровь обогащается кислоро-

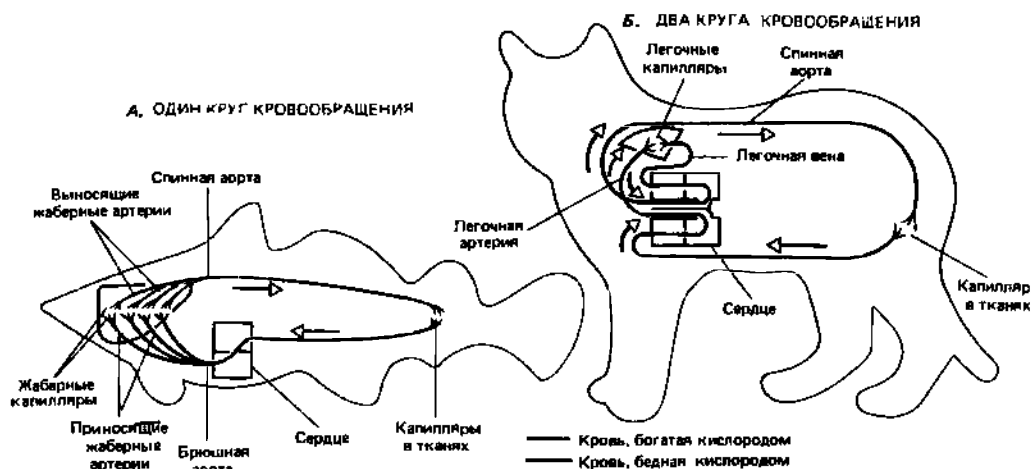


Рис. 22.5. Схемы кровеносных систем с одним и двумя кругами кровообращения. У рыбы (А) кровь, циркулируя по организму, проходит через сердце один раз. У птиц и млекопитающих

(Б) каждая порция крови, прежде чем совершить циркуляцию и вернуться в исходную точку, проходит через сердце дважды.

дом, а затем попадает в другой кровеносный сосуд, который, разветвляясь, разносит ее по остальным органам и тканям. Возвращается кровь к сердцу по венам (рис. 22.5). Таким образом, у этих животных имеется один круг кровообращения, т.е. в процессе циркуляции по организму кровь проходит через сердце один раз. Эта система обладает тем преимуществом, что вся кровь, поступающая в клетки тела, уже обогатилась кислородом в жабрах. Недостаток же ее состоит в том, что кровь, проходящая через капиллярное русло в жабрах, находится под низким давлением, а в остальной части кровеносной системы давление еще ниже. Это в свою очередь снижает скорость, с которой кислород поступает в клетки тела, и тем самым ограничивает интенсивность клеточного дыхания. В результате ограничивается общая скорость клеточного метаболизма, т.е. скорость всех биохимических процессов, поскольку клеточное дыхание предоставляет энергию, необходимую для всех остальных метаболических реакций.

У высших позвоночных проблема низкого кровяного давления в капиллярах устраняется благодаря наличию двух кругов кровообращения: циркулирующая в организме кровь при каждом цикле проходит через сердце дважды. Сначала кровь накачивается из сердца в легкие и там обогащается кислородом. Затем она возвращается в сердце, и при этом ее давление снова повышается, прежде чем она поступает в капилляры (рис. 22.5).

У животных, у которых имеется два круга кровообращения, сердце разделено на две половины: в одну поступает бедная кислородом кровь из организма, а в другую — богатая кислородом кровь из легких. Без такого разделения кровь, поступающая в сердце из легких и из остальных органов, смешивалась бы, и в результате часть обогащенной кислородом крови возвращалась бы снова в легкие, тогда как часть бедной кислородом крови вновь разносилась бы по органам и тканям. У земноводных и у большинства пресмыкающихся перегородка, разделяющая сердце на две половины, неполная. Однако строе-

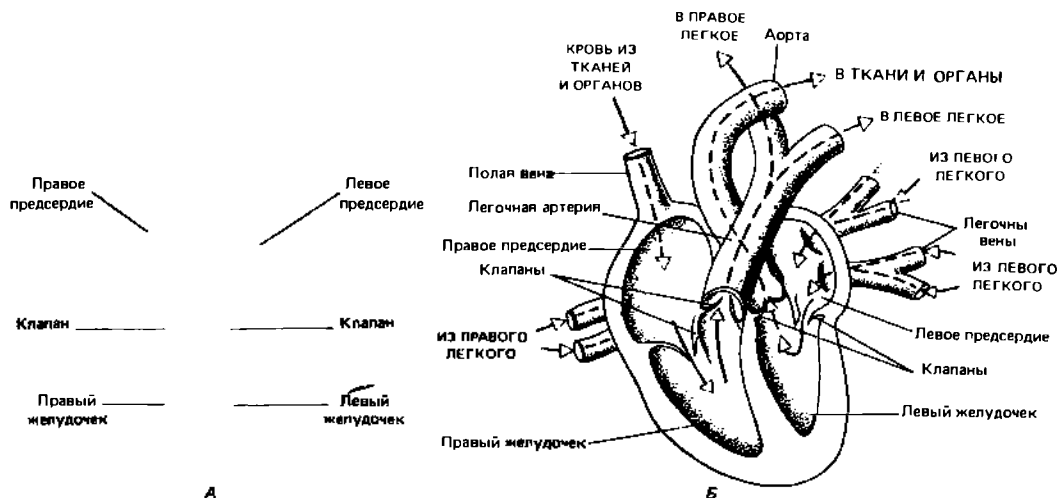


Рис. 22.6. Строение сердца млекопитающих. *А.* Принципиальная схема четырехкамерного сердца. *Б.* Более подробная и реалистическая схема, на которой показаны основные кровеносные сосуды и направление тока крови. На-

чните с левого верхнего угла, т. е. с возвращения крови из органов и тканей в сердце, и проследите путь крови. Серыми стрелками показан путь крови, бедной кислородом, а синими – крови, богатой кислородом.

ние их сердца и кровеносных сосудов обеспечивает поступление богатой и бедной кислородом крови в соответствующие кровеносные сосуды таким образом, чтобы она не сильно перемешивалась в сердце. У крокодилов, птиц и млекопитающих правая и левая половины сердца полностью разделены.

В целом можно сказать, что наличие у человека двух кругов кровообращения создает два преимущества. Во-первых, кровь, проходя по легочным капиллярам, находится под очень низким давлением. Если бы давление в них было высоким, то из крови в легкие поступало бы через капилляры много жидкости, наполняя легкие водой. Наличие двух кругов кровообращения приводит к тому, что из легких кровь снова поступает в сердце, где ее давление снова повышается, прежде чем она разносится по всему организму. Достаточно высокое кровяное давление необходимо для того, чтобы проталкивать плазму (с растворенными в ней веществами) из капилляров во внеклеточную жидкость, а также, как мы увидим ниже, нагнетать ее в почки, где она очищается. Во-вторых, наличие двух кругов кровообращения позволяет богатой кислородом крови поступать из легких в остальные органы, не смешиваясь с кровью, уже обедненной кислородом.

Как было сказано, сердце человека на самом деле представляет собой два насоса, соединенные бок о бок. Каждый насос состоит из тонкостенного *предсердия*, куда поступает кровь из вен, и толстостенного *желудочка*, накачивающего кровь в артерии. Правая половина сердца накачивает кровь в легкие, получая ее от остальных органов; левая половина получает кровь, возвращающуюся из легких, и нагнетает ее в остальные органы тела (рис. 22.6, 22.7).

В сердце имеются клапаны, препятствующие току крови в обратном направлении. Когда клапаны сердца закрываются, они издают характерный звук, который можно услышать в стетоскоп. Нормальные клапаны издают при этом резкий отрывистый звук. Шумы в сердце возникают, когда клапаны

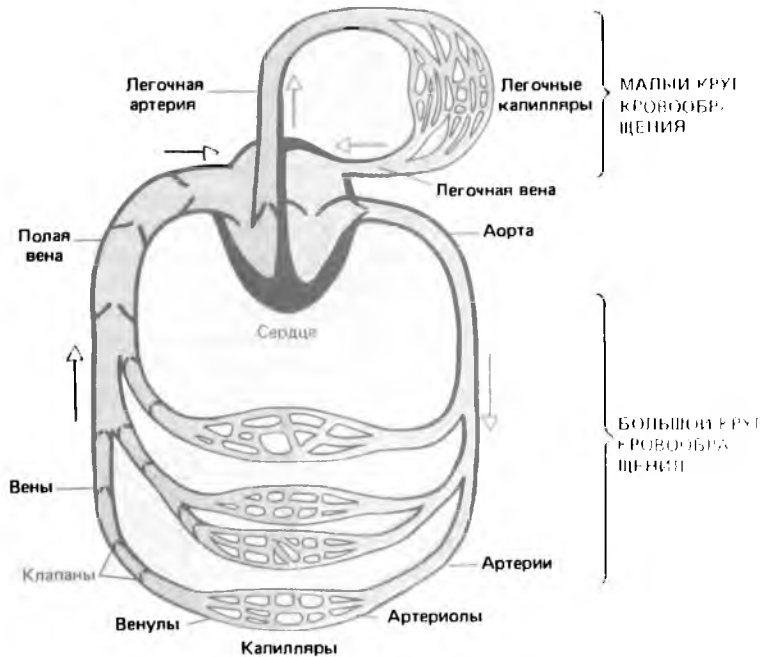


Рис. 22.7. Упрощенная схема кровообращения у млекопитающих. Серым изображена бедная кислородом кровь, а синим – богатая.

открываются не полностью (стеноз), создавая турбулентность в потоке крови, или когда они неполностью закрываются (недостаточность), пропуская кровь в обратном направлении.

Суммарная скорость циркуляции крови определяется главным образом силой и частотой сердечных сокращений. Через сердце человека прокачивается около 5 л крови в минуту во время сна и в пять раз больше при тяжелой физической нагрузке. У большинства людей сердце сокращается от 60 до 80 раз в минуту (так называемая частота пульса). Однако у спортсменов в результате тренировок объем крови, проходящей через сердце при каждом сокращении, возрастает, так что у бегуна частота пульса может достигать в состоянии покоя 40 уд./мин, и при этом за 1 мин через сердце будет прокачиваться, как обычно, 5 л крови.

В сердце сначала одновременно сокращаются оба предсердия, затем оба желудочка. Кровяное давление в момент сокращения желудочков называется *систолическим давлением*. *Диастолическим* называется минимальное давление в промежутке между сокращениями. Диастолическое давление служит показателем степени эластичности артерий. Кровяное давление обычно измеряют на плечевой артерии. У здорового человека в нормальном состоянии систолическое давление составляет около 120 мм рт. ст., а диастолическое – около 80 (по принятой форме записи 120/80). Самое высокое давление – в артериях, отходящих от сердца; затем по мере замедления движения крови вследствие трения о стенки сосудов в процессе кровообращения давление постепенно понижается.



Рис. 22.8. Клапаны вен. **А.** Клапан открыт. **Б.** Клапан закрыт. **В.** Варикозная вена, т.е. вена с истонченными стенками. Кровь растягивает стенки вены, образуя вздутие, которое не дает клапану закрыться полностью. В результате кровь, вместо того чтобы вернуться в сердце, течет в обратном направлении. **Г** Фотография клапана лимфатического сосуда. (Г—Carolina Biological Supply Company.)



Мышечные стенки артерий, помогая проталкивать кровь, способствуют поддержанию кровяного давления. Давление резко падает после прохождения крови через капиллярное русло, так что в венах кровь находится под очень низким давлением. Стенки вен содержат сравнительно мало мышечных волокон и легко растяжимы. Поэтому сами вены не принимают активного участия в возврате крови в сердце. Если представить себе расстояние по вертикали от сердца человека до большого пальца его ноги (не говоря уж о гораздо большем расстоянии от стопы жирафа до его сердца), то нетрудно понять, что возврат крови к сердцу против силы тяжести—совсем не легкая задача.

В сущности возврат крови в сердце—процесс в основном пассивный. Кровь медленно движется вверх по венам ног отчасти под действием (снизу) кровяного давления, но в основном—под давлением, создаваемым сокращениями мышц ног. При сокращении мышцы ног вялые стенки вен сжимаются и проталкивают кровь, находящуюся в венах, по направлению к сердцу. Когда же мышцы расслабляются, имеющиеся в венах клапаны препятствуют движению крови в обратном направлении (рис. 22.8).

Поскольку основную роль в возврате крови в сердце играют мышцы, в периоды пониженной двигательной активности этот возврат происходит медленнее. Неподвижно стоять или сидеть в течение длительного времени – занятие более утомительное, чем неторопливая прогулка, поскольку при неподвижности кровь скапливается в сосудах ног, т.е. частично выключается из кровообращения, ослабляя поступление кислорода в верхнюю часть тела. Специальными исследованиями установлено, что студенты, имеющие обыкновение во время занятий покачивать ногой, более сообразительны и лучше проявляют себя на экзаменах, чем их товарищи, сидящие неподвижно.

Варикозными называют вены с поврежденными клапанами. В таких венах кровь скапливается, вместо того чтобы продвигаться к сердцу. Скопление крови растягивает тонкие стенки вен, так что они образуют вздутия. **Геморроем** называется варикозное расширение вен прямой кишки, возникающее обычно из-за напряжения при запорах или беременности.

22.3. Лимфатическая система

Жидкость, содержащаяся во внеклеточных пространствах, возвращается в кровь по хрупким лимфатическим сосудам с почти прозрачными стенками. Лимфатические сосуды, так же как и вены, снабжены клапанами (рис. 22.8, Г). В эти сосуды поступают жиры из переваренной пищи, всасывающейся в клетках, выстилающих кишечник. В лимфу поступают также белки, синтезируемые в печени и входящие затем в состав плазмы крови (см. разд. 21.6). Крупные молекулы гормонов попадают в кровь также через лимфатическую систему. Смесь жидкости, жиров, новообразованных белков крови и крупных молекул гормонов попадает в кровь по самому крупному лимфатическому стволу, впадающему в вены вблизи сердца (рис. 22.9).

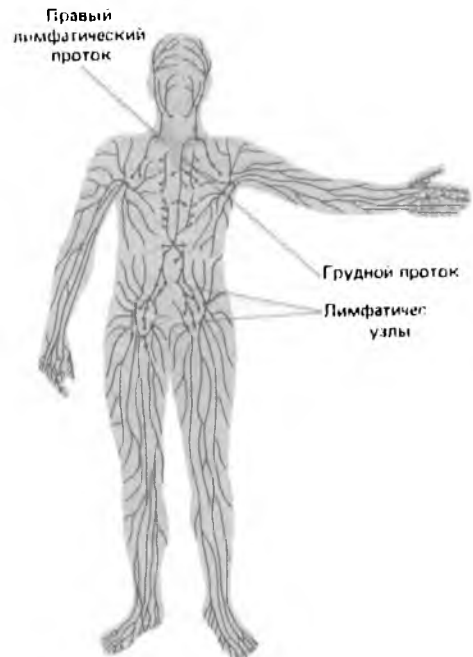


Рис. 22.9. Расположение основных лимфатических сосудов и узлов в теле человека. Крупные лимфатические сосуды впадают в крупные вены (изображены синим) вблизи сердца.

В разных областях тела лимфатические сосуды образуют сети – лимфатические узлы; они играют роль фильтров, извлекая из лимфы чужеродные частицы и остатки погибших клеток (рис. 22.9). Лейкоциты, защищающие организм от инфекции, концентрируются в лимфатических узлах и образуют составную часть этих фильтров. Увеличение и болезненность лимфатических узлов – результат их участия в борьбе организма с инфекцией.

22.4. Иммунная система

В кровеносной и лимфатической системах позвоночных постоянно циркулируют компоненты иммунной системы: лейкоциты разных типов и производимые ими антитела. Задача иммунной системы состоит в распознавании и уничтожении чужеродных организмов и химических веществ, попадающих в организм. Реакции с участием иммунной системы обладают несколькими характерными особенностями:

1) *распознавание «своего» и «несвоего» (чужого)*: иммунная реакция на клетки своего организма и продукты их жизнедеятельности отличается от реакции на чужеродные клетки и их продукты;

2) *специфичность*: каждая иммунная реакция направлена на вполне определенную «мишень»;

3) *память*: после того как впервые возникнет иммунная реакция на определенный чужеродный фактор, организм запоминает этот фактор. Это означает, что повторные попадания в организм данного фактора переносятся легче; этим же объясняется то, что многими болезнями, например корью, свинкой и оспой, человек болеет один раз в жизни.

Организм узнает чужеродный фактор по реакции между антигенами этого фактора и антителами, имеющимися в данном организме. *Антигеном* называется любое вещество (в состав которого обычно входит хоть какой-то белок), способное вызвать иммунную реакцию. *Антителом* называется молекула белка, продуцируемая одной из клеток иммунной системы; форма этой молекулы и распределение электрического заряда по ее поверхности делают ее способной связывать антиген, комплементарный ей по форме и распределению заряда. Такое специфическое связывание сходно со специфичностью ферментов по отношению к своим субстратам.

Один из первых примеров реакции между антигеном и антителами был обнаружен при переливании крови от одного человека другому; такая реакция возникает, если люди с разными группами крови обладают различными антигенами на мембранах эритроцитов (табл. 22.2). В плазме крови каждого человека содержатся антитела против антигенов эритроцитов, не содержащихся в его собственной крови. Предположим, что человеку переливали кровь, содержащую эритроциты, антигены которых отличаются от его собственных. В этом случае антитела крови реципиента будут связываться с эритроцитами

Таблица 22.2. Группы крови человека (система ABO)

Группа крови	Антигены мембраны эритроцитов	Антитела плазмы крови
A	A	Анти-B
B	B	Анти-A
AB	A и B	Ни анти-A, ни анти-B
O	Ни A, ни B	Анти-A и анти-B

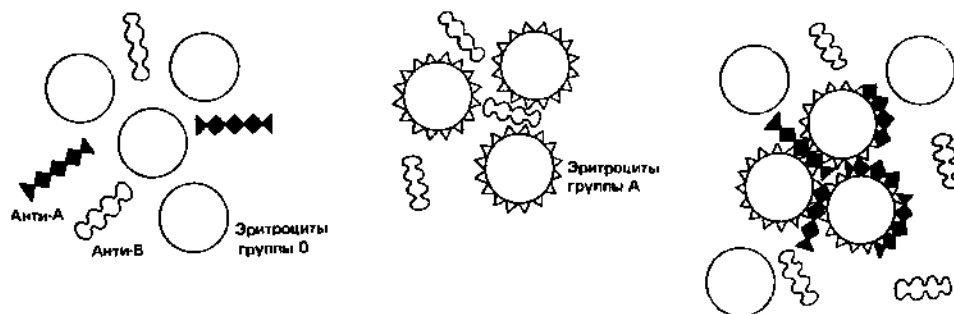


Рис. 22.10. Схема переливания несовместимой крови: реципиенту с группой О переливают кровь группы А. Антитела реципиента (анти-А) связываются с антигеном А, находящимся на по-

верхности эритроцитов группы А, вызывая их агглютинацию. Скопления эритроцитов группы А, слипшихся при участии антител, осаждаются, закупоривая сосуды.

донорской крови, образуя скопления клеток и антител. Образование таких скоплений называется *агглютинацией* (рис. 22.10). Слипшиеся клетки препятствуют циркуляции крови в мелких кровеносных сосудах, и исход может быть смертельным. Поэтому, прежде чем начинать переливание, следует непременно провести тест на совместимость крови донора и реципиента; для этого смешивают капельки крови донора и реципиента на предметном стекле и наблюдают, не произойдет ли агглютинация.

Группы крови системы Rh отличаются от групп системы ABO тем, что антитела против резус (Rh)-фактора продуцируются в большом количестве только при попадании в организм чужеродных Rh-антигенов. Людей, у которых эритроциты несут Rh-антиген, называют Rh-положительными (Rh^+), а тех, у кого этот антиген отсутствует – Rh-отрицательными (Rh^-). Если Rh-реципиенту случайно перельют кровь Rh^+ -донора, то организм этого человека в течение 2–4 мес будет вырабатывать антитела, специфичные к Rh-фактору (Rh-антитела). Если затем в кровеносную систему этого человека снова попадет Rh^+ -кровь, то Rh-антитела вызовут агглютинацию (слипание) Rh^+ -клеток.

Система Rh хорошо известна в связи с ее важной ролью в возникновении эритроblastоза у новорожденных. Это заболевание возникает при вынашивании Rh^- -матерью Rh^+ -плода. Во время родов некоторое количество крови новорожденного может попасть в кровь матери, и тогда в организме матери вырабатываются Rh-антитела. Поскольку ребенок уже родился это не представляет для него опасности. Однако, если при последующей беременности плод снова окажется Rh-положительным, то Rh-антитела матери, проникнув через плаценту в кровь плода, вызывают у него агглютинацию эритроцитов. Известно, что Rh-фактор имеется у 85% людей и признак этот доминантен. Поэтому вероятность того, что Rh^- -женщина встретит Rh^+ -партнера и зачатый плод окажется Rh-положительным, довольно велика. Однако кровь плода далеко не всегда попадает в кровоток матери и многие Rh⁻-матери благополучно рожают по несколько Rh^+ -детей. В наше время Rh⁻-матери сразу после рождения резус-положительного ребенка вводят Rh-антитела. При этом резус-антигены, которые могли попасть в кровь, связываются, так что в ее организме антитела, которые могли бы причинить вред следующему ребенку, не вырабатываются.

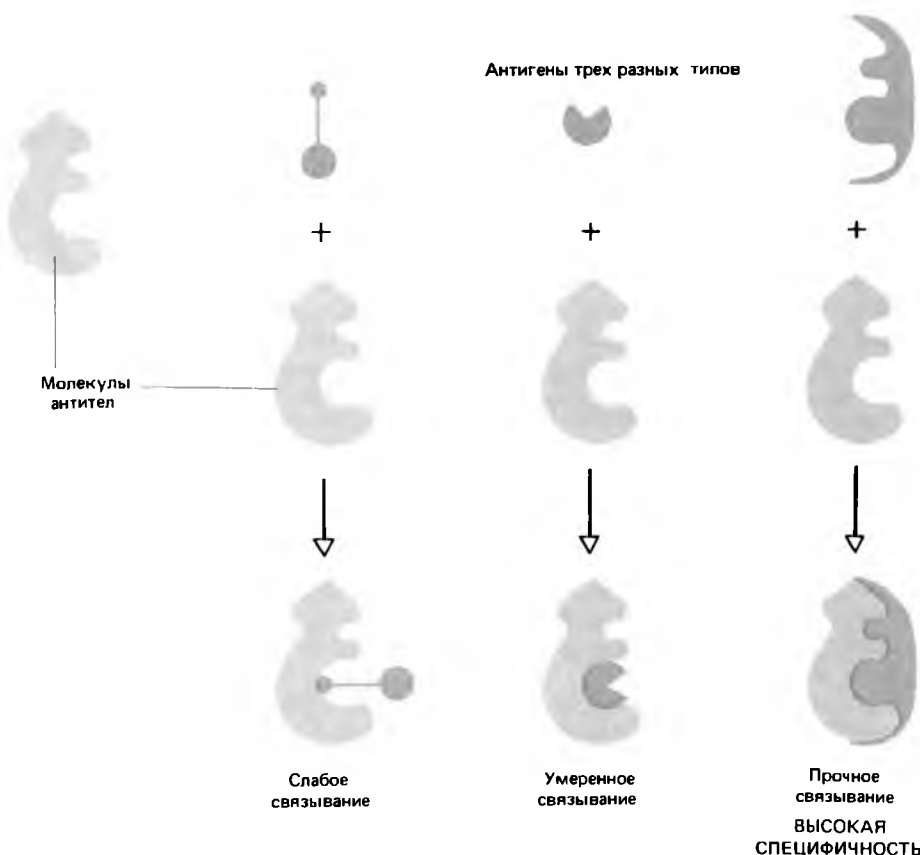


Рис. 22.11. Специфичность антител. Тип антител, схематически изображенный на рисунке, связывает антигены одного из трех типов гораздо лучше, чем антигены двух других типов. Ан-

титело называют специфичным к тому антигену, с которым оно связывается наиболее прочно.

Каким образом организму удается вырабатывать антитела, в точности подогнанные к каждому антигену? Лейкоциты позвоночных вырабатывают огромное количество различных антител – число их типов оценивают в сотни тысяч и даже миллион. На ранних стадиях развития эти клетки содержат такой же генетический материал, как и любая другая клетка организма, в том числе некоторое количество участков ДНК, потенциально представляющих собой части генов, ответственных за синтез антител. По мере возникновения клеток, продуцирующих антитела, некоторые из этих участков ДНК перестраиваются и «сшиваются» друг с другом, образуя полноценный функционирующий ген. После этого клетка начинает вырабатывать антитела в соответствии с содержащимися в этом гене инструкциями. «Выбор» участков ДНК, которые войдут в состав такого гена, варьирует в различных клетках.

К концу зародышевого развития организм содержит лейкоциты, производящие в малых количествах, быть может, миллионы разных антител, хотя организм никогда не сталкивался с соответствующими антигенами. Каждая клетка, производящая антитела, одновременно вырабатывает антитела лишь одного типа. Она несет на своей мембране образец этих антител, где он

связывается с чужеродными антигенами, попадающими в организм. Однако антитела каждого типа способны связывать лишь определенный антиген (или несколько очень сходных антигенов), к которому, как принято говорить, оно специфично (рис. 22.11).

Для того чтобы распознать чужеродный агент, иммунная система должна «знать» все вещества и клетки собственного организма. Подобно эритроцитам, большинство клеток тела производит антигены, размещающиеся на клеточной мембране. Генотип человека содержит ряд генов, кодирующих состав антигенов клеточной поверхности. Вероятность того, что наборы таких антигенов у двух индивидуумов одинаковы, очень мала, хотя у близких родственников наборы эти сходны, а у монозиготных близнецов совершенно идентичны. На ранних стадиях зародышевого развития клетки иммунной системы, вырабатывающие антитела против антигенов собственного организма, инактивируются или разрушаются, так что оставшиеся антитела направлены не против «своих», а исключительно против «несвоих» антигенов, с которыми может столкнуться организм.

Иммунный ответ. Попадание в организм чужеродного антигена вызывает ряд событий, называемых иммунным ответом. Существуют два возможных типа иммунного ответа на чужеродный агент, каждый из которых осуществляется определенным типом лейкоцитов. При *гуморальном ответе* (humor – жидкость) соответствующие клетки выделяют антитела в окружающую их кровь или внеклеточную жидкость. При *клеточном ответе* происходят пока еще недостаточно изученные взаимодействия между различными лейкоцитами иммунной системы. Обычно в иммунном ответе в какой-то степени представлены оба типа, однако для простоты удобно рассмотреть каждый из них по отдельности.

При иммунном ответе любого типа главное событие – это образование комплекса антиген–антитело. Как мы уже знаем, организм содержит множество различных антител, причем антитела каждого типа вырабатываются небольшим числом клеток. Проникший в организм чужеродный агент связывается с уже имеющимися в организме антителами, которые благодаря своей форме и распределению электрического заряда на поверхности способны связать этот антиген. Затем в зависимости от того, к какому типу относятся клетки, вырабатывающие данные антитела, развивается гуморальный или клеточный ответ, а обычно и тот и другой одновременно.

В качестве примера гуморальной иммунной реакции рассмотрим реакцию ребенка на прививку против дифтерии. Вакциной служит *анатоксин*, т.е. ослабленный действием высокой температуры токсин возбудителя дифтерии. Молекулы анатоксина связываются со специфичными для данного анатоксина антителами, расположенными на поверхности лейкоцитов. Это служит для лейкоцитов сигналом к производству и выделению в кровь большего количества антител, а также к интенсивному росту и делению; в результате популяция клеток, производящих противодифтерийные антитела, быстро растет. На этой стадии вступают в действие лейкоциты, называемые *макрофагами* (macro – большой; phage – пожиратель). Макрофаги образуют армию бродячих «мусорщиков», поглощающих мертвые клетки и агрегаты из слипшихся антигенов и антител. Таким образом организм очищается от чужеродного антигена.

Примером иммунного ответа в основном клеточного типа может служить отторжение органа, пересаженного от одного человека другому. Поскольку наборы антигенов клеточной поверхности у разных людей различны, клетки

донора являются «чужеродными» для организма реципиента. Так, например, при пересадке участка кожи антитела некоторых клеток реципиента связывают антигены донорских клеток. Затем клетки реципиента, связавшиеся с клетками донора, выделяют вещество, привлекающее к месту пересадки макрофагов, а также растут и делятся, опять-таки образуя большую популяцию клеток, производящих антитела против данного конкретного чужеродного антигена. Пересаженный участок кожи разрыхляется и набухает, между ним и тканью реципиента скапливается гной и пересаженная ткань отмирает. Для того чтобы пересадка кожи или органа была успешной, наборы антигенов клеточной поверхности донора и реципиента должны быть тщательно подобраны. Кроме того, реципиенту дают так называемые иммунодепрессанты – препараты, препятствующие отторжению чужеродной ткани. Успехи операций по пересадке почек объясняются отчасти тем, что почка связана с остальным организмом лишь несколькими большими «трубками», которые довольно легко соединить. Число производимых ежегодно успешных пересадок почек можно было бы увеличить на много тысяч при наличии достаточного числа доноров.

Иммунологическая память и вакцинация. Обсуждавшийся выше иммунный ответ, возникающий, когда определенный антиген впервые попадает в организм, называется *первичной иммунной реакцией*. После того как организм успешно справился с этим антигеном, число клеток, производящих специфичные к данному антигену антитела, в периферической крови постепенно убывает, однако некоторое их число продолжает оставаться в лимфатических узлах в течение многих месяцев или лет. Эти клетки служат *иммунологической памятью* организма и готовы начать борьбу, если тот же чужеродный агент снова попадет в организм. Второе (или последующие) проникновение того же антигена вызывает *вторичную иммунную реакцию*. Она развивается быстрее, более активна и сохраняется дольше, чем первичная (рис. 22.12). Именно поэтому участок кожи, пересаженный от того же донора вторично, отторгается гораздо быстрее и более бурно, чем при первой пересадке; по этой же причине мы редко болеем дважды в год гриппом, вызываемым одним и тем же штаммом вируса. Более того, иммунная память на многие болезни, такие, как корь, свинка, оспа, сохраняется очень долго, и обычно ими болеют только раз в жизни.

Вакцинация против отдельных болезней вызывает первичную иммунную реакцию и создает иммунологическую память; однако вакцинацию начали применять задолго до того, как ученые поняли ее механизм. Эдвард Дженнер (Edward Jenner), английский врач, впервые создавший противооспенную вакцину, обратил внимание на то, что рабочие на молочных фермах, переболевшие сравнительно легко протекающей коровьей оспой, не заболевали натуральной оспой. Дженнер начал втирать гной, взятый из пустул больных коровьей оспой, в царапины, сделанные на коже людей, подвергшихся риску заражения натуральной оспой, и во многих случаях предотвратил ожидавшееся заболевание. Антигены коровьей и натуральной оспы столь сходны, что против них вырабатываются одни и те же антитела. Интересно заметить, что оспа – это не только болезнь, против которой впервые была применена вакцинация, но и первая болезнь, стертая с лица Земли. Последние случаи заболевания были зарегистрированы в конце семидесятых годов. Широкие программы вакцинации сильно снизили число ежегодных заболеваний оспой, однако в некоторых развивающихся странах долгие годы сохранялись очаги инфекции, хотя заболеваемость была очень невелика. Окончательный успех был достигнут после

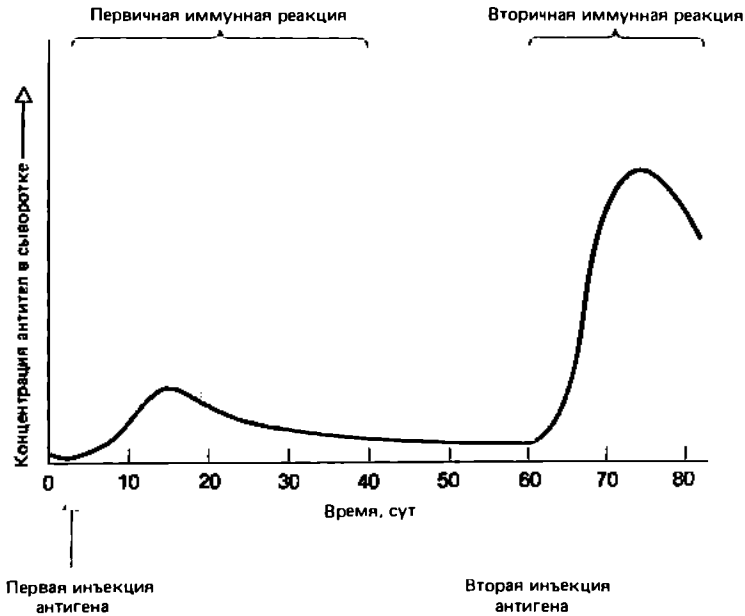


Рис. 22.12. Первичная и вторичная иммунные реакции. Кривая показывает изменение во времени количества антител, специфичных к конкретному антигену, в крови кролика. При

вторичном введении антигена антитела в организме кролика вырабатываются гораздо быстрее и в большем количестве.

того, как Всемирная организация здравоохранения применила новую стратегию: выявление и искоренение последних очагов инфекции. Лица, сообщавшие о случаях заболевания, получали вознаграждение, заболевших изолировали, а их друзьям и родственникам делали прививки.

В дальнейшем врачи и ученые разработали вакцины против очень многих бактериальных и вирусных инфекций. Инъекция антигена стимулирует иммунологическую память продуцировать большее количество антител и лейкоцитов, что гарантирует надежную защиту на случай проникновения в организм бактерий — возбудителей дифтерии или коклюша.

Прямо противоположный подход используется в тех случаях, когда в организм проникает очень большое количество антигенов, как, например, при попадании через открытую рану столбнячного токсина или яда при укусе ядовитой змеи. В таких случаях лечение состоит в инъекции антисыворотки, приготовленной из крови какого-нибудь животного (обычно лошади), периодически получавшего соответствующий токсин в малых дозах. Организм лошади вырабатывает при этом антитела, которые при введении их человеку способны обезвредить антиген.

Ребенок приобретает от матери так называемый *пассивный иммунитет*. Некоторое количество антител из крови матери попадает в кровь плода, и это защищает новорожденного от инфекций в течение некоторого времени, пока не вступает в действие его собственная иммунная система. Младенцев, вскармливаемых грудью, защищает от инфекции также молозиво — жидкость, выделяемая молочными железами сразу после родов, еще до начала выделения молока. Молозиво содержит антитела, которые, как считается, защищают от

инфекций пищеварительный тракт новорожденного. После того как в пищеварительном тракте поселяются его нормальные бактериальные обитатели, они сами препятствуют проникновению опасных чужаков. У детенышей некоторых млекопитающих антитела переходят из молозива в кровь, однако у человека этого не происходит.

Аллергией называют неадекватную иммунную реакцию на безвредные вещества, содержащиеся в среде или же в пищевых продуктах и лекарственных препаратах. Это может быть пыльца растений, мелкие клещи, живущие в обычной пыли в домах, молоко, шоколад, пенициллин и многое другое. Обычно впервые попавший в организм аллерген не вызывает болезненных симптомов, но запускает иммунную реакцию, так что при повторном его проникновении развивается вторичная реакция. Аллергическая реакция может быть настолько сильной, что сопровождается повреждением различных тканей организма.

Мы не знаем, почему у некоторых людей возникает аллергия на те или иные вещества, а у других — нет, однако у родственников часто наблюдается аллергия на один и тот же фактор, что, по-видимому, свидетельствует о наличии здесь генетического компонента. Как показали исследования, дети, вскармливаемые грудью, в течение всей последующей жизни менее склонны к некоторым типам аллергий, чем дети, вскормленные искусственными смесями, приготавливаемыми на основе коровьего молока. За последнее время удалось получить много сведений о клетках и веществах, участвующих в возникновении аллергических реакций; это позволяет надеяться, что в недалеком будущем будут созданы более совершенные методы предотвращения и лечения аллергий.

22.5. Легкие и газообмен

Одна из основных функций крови состоит в доставке кислорода тканям организма и удалении из них двуокиси углерода. Кровь животных поглощает кислород из окружающей среды и выделяет в среду CO_2 через дыхательные поверхности.

В процессе эволюции у животных возникли дыхательные поверхности нескольких различных типов (рис. 22.13). Мелкие животные, обитающие в воде или во влажной почве, используют для газообмена поверхность тела. Однако с увеличением размеров живых существ объем их тела растет быстрее, чем площадь поверхности (рис. 22.14). В какой-то момент объем тела животного, состоящего из клеток, которым необходим кислород, становится так велик, что площадь его поверхности не может обеспечить этим клеткам достаточное количество кислорода. У крупных животных имеются специализированные органы, такие, как жабры и легкие, обладающие достаточно большой дыхательной поверхностью.

Дыхательная поверхность всегда должна быть влажной, поскольку газы могут проникать в организм и покидать его только в том случае, если они растворены в воде. У млекопитающих, пресмыкающихся, птиц и насекомых дыхательные поверхности находятся внутри тела, где они защищены от высыхания и совершают газообмен с воздухом, поступающим при вдохе (рис. 22.13).

Воздух поступает в дыхательную систему человека через нос или через рот. Для здоровья полезнее дышать через нос, поскольку при этом вдыхаемый воздух, прежде чем попасть в нежные ткани легких, проходит по воз-

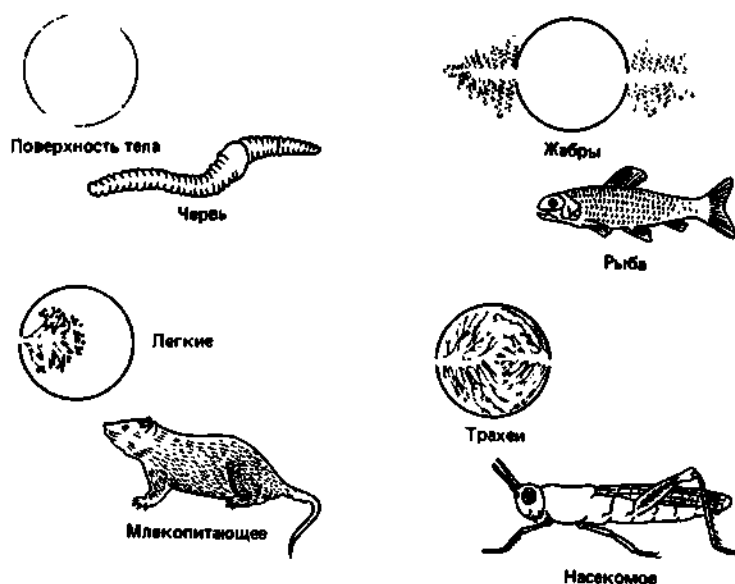
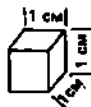


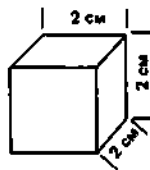
Рис. 22.13. Четыре основных типа дыхательных поверхностей у животных.

духоносным путям носовых ходов и носоглотки, где он согревается, увлажняется и фильтруется. Затем воздух проходит через глотку—участок пути, общий для воздуха и пищи,—и через гортань поступает в *трахею*. Стенки трахеи содержат хрящевые кольца, придающие ей жесткость и не дающие ей спадаться. Внутренняя поверхность трахеи выстлана мерцательным эпителием, реснички которого перемещают попадающие с воздухом посторонние частицы вверх в глотку, где они заглатываются. Нижний конец трахеи делится на два бронха, которые затем разветвляются на все более и более тонкие

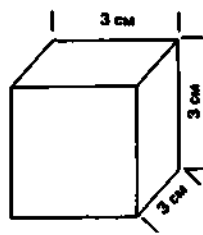
Длина ребер кубе	Площадь поверхности (SA)	Объем (V)	$\frac{SA}{V}$
1 см	6 см ²	1 см ³	6
2 см	24 см ²	8 см ³	3
3 см	54 см ²	27 см ³	2



Площадь поверхности = 1 см x 1 см x 6 = 6 см²
Объем = 1 см x 1 см x 1 см = 1 см³



Площадь поверхности = 2 см x 2 см x 6 = 24 см²
Объем = 2 см x 2 см x 2 см = 8 см³



Площадь поверхности = 3 см x 3 см x 6 = 54 см²
Объем = 3 см x 3 см x 3 см = 27 см³

Рис. 22.14. Отношение площади поверхности к объему. Площадь поверхности увеличивается как квадрат линейных размеров, а объем—как куб линейных размеров. Если два тела геометрически подобны, то у большего из них пло-

щадь поверхности, приходящаяся на единицу объема, меньше, чем у меньшего. Другими словами, отношение поверхности к объему уменьшается с увеличением размеров при сохранении формы.

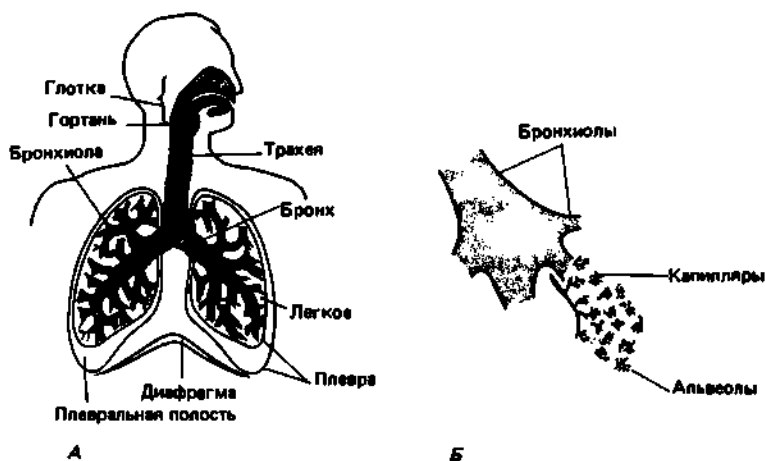


Рис. 22.15. А. Схема дыхательной системы человека. Б. Бронхиолы оканчиваются крохотными пузырьками — альвеолами. Альвеолы окру-

жены капиллярами, и через влажную поверхность альвеол происходит газообмен между воздухом и кровью.

трубки — *бронхиолы* (рис. 22.15). Мельчайшие бронхиолы оканчиваются массой крошечных, напоминающих пену, пузырьков, заполненных воздухом, называемых *альвеолами*. Дыхательная поверхность легких состоящая из суммы поверхностей огромного числа альвеол, очень велика.

Каждая альвеола окружена сетью капилляров. Кровь, проходя по этим капиллярам, непрерывно поглощает кислород из содержащегося в альвеолах воздуха и выделяет в него двуокись углерода. Во всех остальных тканях, где клетки непрерывно расходуют кислород в процессе клеточного дыхания и выделяют двуокись углерода, газообмен идет в обратном направлении: кислород выделяется из крови во внесклеточную жидкость, а двуокись углерода поступает в кровь.

Некоторое количество кислорода растворено в плазме крови, однако основная его часть — примерно в 16 раз больше — прочно связывается содержащимся в эритроцитах красным пигментом белковой природы — *гемоглобином* (рис. 9.25). Способность крови переносить кислород снижается двумя широко распространенными загрязнителями: окисью углерода (угарный газ) и азотистыми соединениями, молекулы которых блокируют участки гемоглобина, связывающие кислород. Окись углерода содержится в выхлопных газах автомобилей и в табачном дыме. Известны случаи, когда в сельскохозяйственных районах, например в долине Сан-Хоакин (Калифорния), азотные удобрения просачиваются даже в питьевую воду. Обитающие в кишечнике бактерии превращают азотные соединения в ядовитые азотистые. В организме маленьких детей активность этих бактерий выше, чем во взрослом организме.

В отличие от кислорода большая часть двуокиси углерода транспортируется кровью в растворенном состоянии, и лишь небольшая ее доля связывается гемоглобином и другими белками крови. При прохождении через легкие кровь выделяет в альвеолы всего лишь около 10% содержащейся в ней двуокиси углерода. Остальные 90% остаются в крови, где они выполняют важнейшую роль буфера, вещества, способствующего поддержанию постоянного уровня pH крови. Содержащиеся в крови ферменты превращают CO_2 в уголь-

ную кислоту, которая диссоциирует на ионы водорода и бикарбоната:



Вода Двуокись Угльная Ион Бикарбонат-
 углерода кислота водорода ион

Если в крови содержится избыток ионов водорода (H^+), т.е. если кислотность крови повышена, то часть ионов водорода соединяется с ионами бикарбоната, образуя угольную кислоту и освобождая тем самым кровь от избытка H^+ -ионов. Если же в крови слишком мало H^+ -ионов, то угольная кислота диссоциирует и концентрация H^+ -ионов в крови повышается.

Газообмен происходит посредством диффузии, а диффузия протекает тем быстрее, чем больше разница между концентрациями диффундирующего вещества в альвеолярном воздухе и в крови. Если концентрации O_2 и CO_2 в этом воздухе и в крови одинаковы, то никакого газообмена происходить не будет. Следовательно, для продолжения газообмена необходимо, чтобы воздух в легких часто сменялся; это достигается посредством дыхательных движений, или *вентиляции*.

Вдох совершается в результате сокращения межреберных мышц и диафрагмы – мышечного слоя, образующего дно грудной полости. При этих сокращениях ребра поднимаются, выступают вперед и опускают диафрагму; в результате объем грудной полости увеличивается, а давление внутри нее понижается (рис. 22.16), и воздух устремляется через дыхательные пути в легкие, уравнивая давление воздуха внутри легких с атмосферным давлением. Если зажать нос и чуть приоткрыть рот, то вы почувствуете, как всасывается воздух при вдохе, уравнивая внутреннее давление с атмосферным. При выдохе диафрагма и межреберные мышцы расслабляются, объем грудной по-

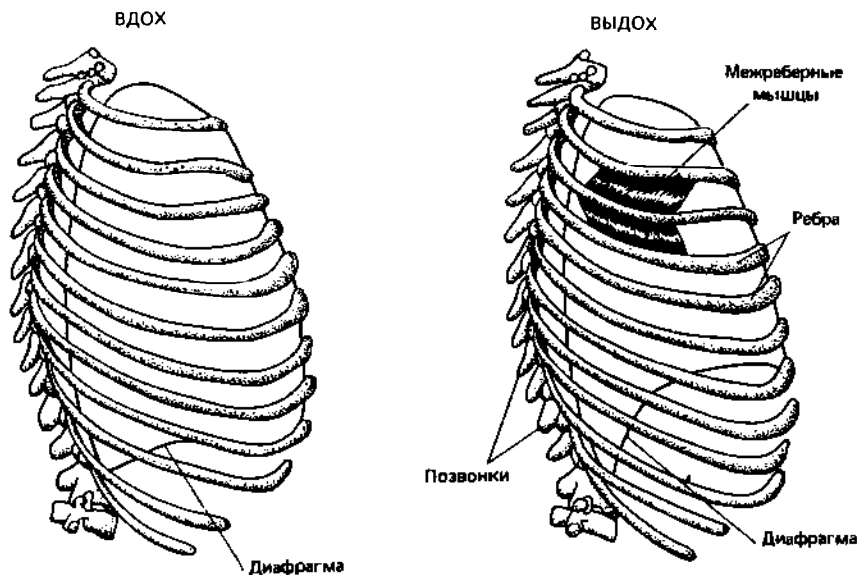


Рис. 22.16. Дыхательные движения человека. Когда ребра подняты, а диафрагма опущена, объем грудной полости увеличивается. Воздух устремляется в нее через нос и(или) через рот.

Выдох представляет собой пассивный процесс, происходящий в результате расслабления дыхательной мускулатуры.

лости возвращается к первоначальному и некоторое количество воздуха выходит из легких наружу. В легких всегда остается довольно много воздуха, поддерживающего альвеолы в расправленном состоянии и предотвращающего слипание их стенок.

От интенсивности дыхания зависит состав воздуха в легких: чем чаще вы дышите, тем больше содержится в альвеолах кислорода и меньше – двуокиси углерода. Дыхание должно регулироваться таким образом, чтобы количество кислорода, поступающего в ткани из крови, оставалось постоянным, и pH крови, зависящее в основном от концентрации CO_2 , существенно не изменялось. Особые рецепторы в артериальных сосудах шеи регистрируют содержание в крови двуокиси углерода и в меньшей степени кислорода. Если содержание двуокиси углерода возрастает, то в центры головного мозга по нервным волокнам поступают соответствующие сигналы. В ответ на это мозг отдает команду повысить частоту дыхания, посылая нервные импульсы, стимулирующие сокращения межреберных мышц и диафрагмы. Усилившаяся вентиляция легких понижает концентрацию двуокиси углерода в альвеолярном воздухе, а тем самым и в крови.

Если концентрация двуокиси углерода в крови падает ниже некоторого критического уровня, то дыхание подавляется. После *гипервентиляции*, т. е. нескольких последовательных глубоких и частых вдохов, можно задержать дыхание на более длительный срок; к этому часто прибегают пловцы, чтобы иметь возможность дольше оставаться под водой. Однако при каждом вдохе содержание двуокиси углерода в крови понижается, и если оно снижается слишком сильно, человек теряет сознание и у него автоматически восстанавливается нормальное дыхание. Этот важный механизм предотвращает снижение концентрации двуокиси углерода в крови ниже опасного уровня. Аналогичным образом если надолго задержать дыхание, то концентрация двуокиси углерода в крови возрастет; если она превысит определенный уровень, то человек теряет сознание и опять-таки автоматически начинает дышать нормально. Самоубийство путем задержки дыхания неосуществимо, хотя можно покалечиться, падая в момент потери сознания.

22.6. Выделение и почки

Поддерживать гомеостаз было бы нетрудно, если бы организм представлял собой замкнутую систему, независимую от окружающей среды. Однако организмы получают питательные вещества из окружающей среды, перерабатывают их в процессе метаболизма и выделяют конечные продукты обмена наружу. Органы выделения должны избирательно извлекать эти конечные

Таблица 22.3. Основные продукты жизнедеятельности человека и выделяющие их органы

Выделяемое вещество	Выделяющие органы
Азотсодержащие отходы (продукты расщепления белков)	Почки и отчасти потовые железы
Вода	Почки, кожа (с потом), легкие (испарение)
Соли	Почки, кожа (с потом)
Двуокись углерода	Легкие
Пряности, лекарственные вещества и пр.	Легкие, почки

продукты, сохраняя вещества, необходимые организму. Как мы уже знаем, один из таких продуктов — двуокись углерода — выводится из организма человека через легкие, а некоторые другие продукты, такие, как вода и соли, могут выделяться через кожу (табл. 22.3). Однако наиболее важный орган, регулирующий состав жидкостей тела, — это почки. Кровь, проходя через почки, изменяет свой состав и очищается. Поскольку кровь контактирует с внеклеточной жидкостью, почки, регулируя состав крови, регулируют одновременно и состав всех жидкостей тела. Значение этой функции трудно переоценить: при небольшом увеличении содержания натрия в крови останавливается сердце; избыток воды во внеклеточной жидкости или небольшое повышение концентрации магния блокирует нервную проводимость. А поэтому серьезное повреждение почек быстро приводит к смерти.

Почки регулируют содержание воды и солей (в частности, ионов хлора, натрия и магния) в крови, а также выводят из организма различные продукты обмена. Наиболее важным продуктом выделения является моча, содержащая мочевины, — токсичное азотистое соединение, образующееся при расщеплении белков. В больших количествах мочевина может выводиться из организма только через почки, хотя незначительные ее количества могут выделяться через кожу с потом. Кроме того, почки обезвреживают различные токсичные вещества, переводя их в нетоксичные соединения, которые могут быть выведены из организма. Гормоны и различные лекарственные препараты также подвергаются изменениям в почках и выводятся из организма, прежде чем их содержание достигает опасного уровня. Лук, чеснок и различные пряности содержат летучие компоненты, выделяющиеся из организма через легкие с выдыхаемым воздухом. Другие компоненты тех же самых веществ выделяются через почки.

Одна из наиболее важных функций почек, как и вообще выделительной системы любого организма, состоит в регуляции содержания воды в теле. Еже-

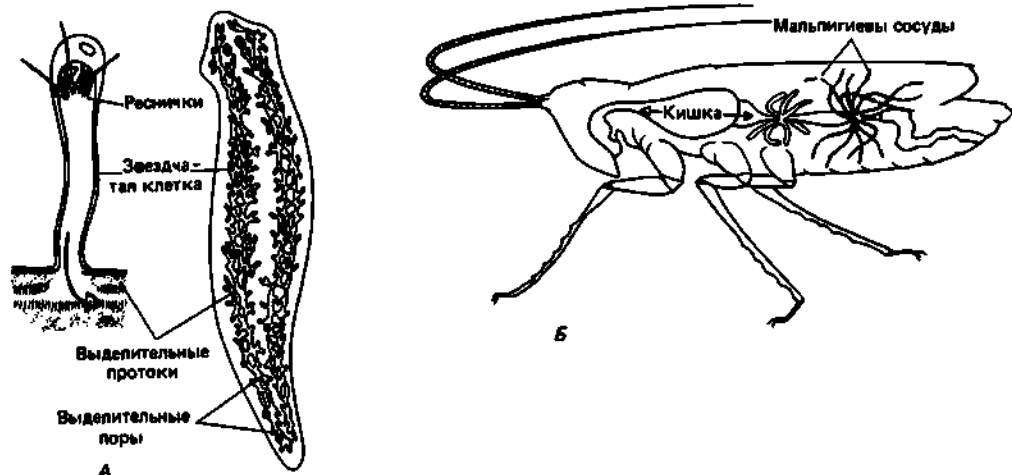


Рис. 22.17. Выделительная система двух беспозвоночных. А. У плоского червя планарии имеются особые звездчатые клетки, снабженные пучком ресничек; биения ресничек приводят в движение жидкость, омывающую клетки червя; по продольным каналам эта жидкость

подходит к выделительным порам, расположенным на поверхности тела. Б. У насекомых азотсодержащие продукты распада накапливаются в мальпигиевых сосудах и выводятся через кишечник.

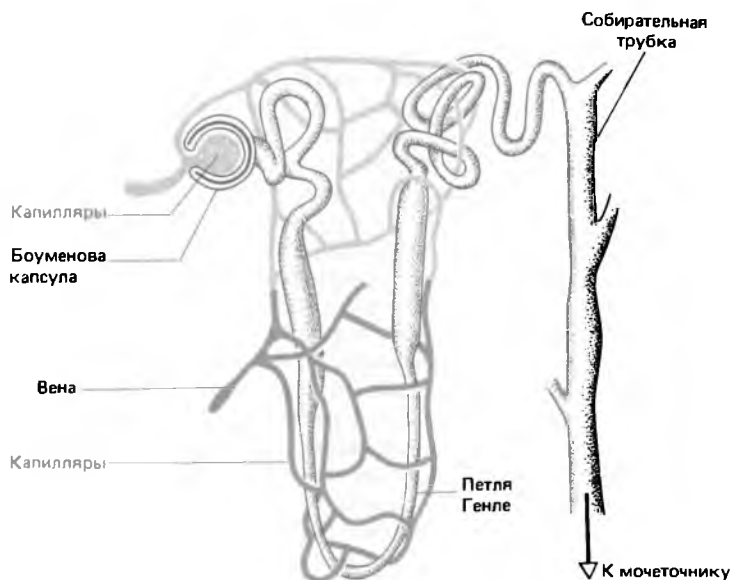


Рис. 22.18. Нефрон почки и его кровоснабжение.

дневно из организма человека выделяется большое количество воды. Некоторая ее часть необходима для выделения азотсодержащих соединений с мочой, поскольку слишком концентрированный раствор мочевины токсичен; какое-то количество неизбежно выделяется в результате испарения из легких; меньшая часть выделяется с фекалиями. Кроме того, довольно много воды и некоторое количество солей ежедневно выделяются с потом; например, работая в пустыне, человек может терять с потом до 1 л воды в час. Для того чтобы компенсировать эти потери, мы должны выпивать достаточное количество жидкости, и работа почек состоит в поддержании постоянного количества воды в крови и во внеклеточной жидкости в условиях ее постоянного выделения из организма и восполнения потерь.

У всех животных органы выделения работают в принципе одинаково: в них собирается часть жидкостей тела и изменяется их состав — одни вещества возвращаются в организм, а другие переносятся из организма в эту жидкость и выводятся вместе с ней наружу (рис. 22.17). Органы выделения регулируют состав всех жидкостей тела. Состав выделяемой жидкости (мочи) варьирует в зависимости от того, какие именно вещества необходимы в данный момент для поддержания гомеостаза жидкостей тела. По результатам анализа мочи врачи могут судить о состоянии почек и других органов.

У позвоночных органами выделения служат *почки*. Они состоят из единиц, называемых *нефронами*; почка человека содержит примерно миллион нефронов. Каждый нефрон представляет собой длинную тонкую трубку, на одном конце которой имеется расширение — боуменова капсула, содержащая внутри клубочек (рис. 22.18). Поскольку кровь в капиллярах находится под давлением, некоторое количество плазмы крови проходит через щели между клетками стенок капилляров (именно поэтому давление крови у человека должно быть довольно высоким). Как уже говорилось, межклеточные пространства

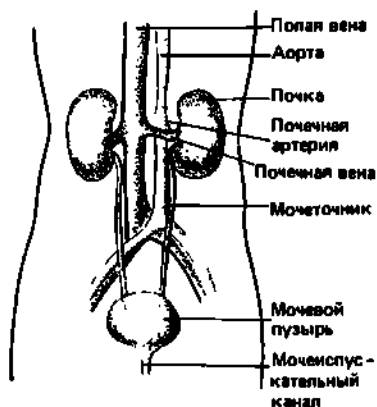


Рис. 22.19. Мочевыделительная система человека. Почки расположены по обе стороны позвоночника на уровне поясничного отдела.



Рис. 22.20. Морские животные пьют морскую воду, а выделяют соли в сильно концентрированной моче, сохраняя таким образом необходимое количество воды в организме.

в капиллярах слишком малы для того, чтобы через них могли проходить клетки крови и даже молекулы белков; появление в моче крови или белка может быть вызвано повреждением этих капилляров.

По мере того как отфильтрованная жидкость проходит по каналцу нефрона, клетки, образующие стенки каналца, осуществляют *реабсорбцию* (обратное всасывание) нужных веществ, таких, как глюкоза и некоторые соли, и возвращают их обратно во внеклеточную жидкость. После того как клетки изымают эти растворенные вещества из образующейся мочи, вода всасывается осмотически (см. разд. 10.3). Клетки стенок нефрона *выделяют* из внеклеточной жидкости в образующуюся мочу другие растворенные вещества: некоторые соли, гормоны и лекарственные препараты. Капилляры, огибающие нефрон, обеспечивают обмен веществ в обоих направлениях между кровью и внеклеточной жидкостью, которая в свою очередь осуществляет обмен с клетками нефрона. Моча через *собираательные трубки* вытекает из нефронов, а затем через *мочеточники* попадает в *мочевой пузырь*. Окончательно она выводится из организма через *мочепускательный канал* (рис. 22.19).

Несколько чисел дадут возможность лучше представить себе объем работы, совершаемой почками. Ежедневно через почки взрослого человека проходит около 1700 л крови; это примерно четвертая часть крови, проходящей через сердце. Кровеносная система человека содержит около 5,6 л крови. Таким образом, каждая капля крови ежедневно проходит через почки почти 500 раз, причем всякий раз ее состав контролируется и изменяется. Ежедневно из крови в нефроны фильтруется около 180 л жидкости. Разумеется, организм человека не производит 180 л мочи в сутки; большая часть воды, фильтруемой в почках, вновь поступает в организм через нефроны, а мочи образуется всего лишь около 1 л.

Количество жидкости, проходящей через почки, зависит от содержания жидкости в организме. Если мы потребляем больше жидкости, чем это необходимо, то производится и больше мочи. Если мы пьем мало или выделяем с потом и через легкие больше жидкости, чем обычно, то почки удерживают воду в организме, производя меньше мочи с более высокой концентрацией

мочевины и солей. Однако способность почек человека удерживать жидкость в организме, увеличивая концентрацию мочевины в моче, не беспредельна, и почки некоторых других животных в этом отношении более совершенны.

Морские птицы, морские млекопитающие, крысы, песчанки, а также некоторые другие животные, обитающие в пустыне, могут жить, потребляя лишь морскую воду (рис. 22.20). Хотя морская вода и содержит все необходимое, однако она, кроме того, содержит избыточное количество солей, которые, для того чтобы они не накапливались и не отравляли организм, должны постоянно выводиться из него. Но для выведения солей через почки их необходимо растворить в воде, а пресная вода в среде обитания этих животных – драгоценный ресурс. Они решают эту нелегкую задачу благодаря наличию у них почек, способных вырабатывать очень концентрированную мочу, содержащую максимум солей, растворенных в минимальном количестве воды.



Человек не может существовать, потребляя морскую воду. Потерпевший кораблекрушение, окруженный со всех сторон водой, может тем не менее погибнуть от жажды. Сами по себе почки человека могли бы выводить из организма соли, растворенные в морской воде. Однако содержащийся в этой воде магний вызывает сильный понос, так что много воды теряется с фекалиями; в результате человек, потребляя морскую воду, теряет больше воды, чем если он не пьет вовсе.

У некоторых других позвоночных соли выводятся из организма с помощью не только почек, но и других органов. Так, например, у некоторых морских птиц в носовой области имеются солевые железы, секретирующие концентрированный солевой раствор, который выводится через ноздри (рис. 22.21). Морские рыбы пьют морскую воду, а от избытка солей избавляются, активно выделяя их в окружающую воду через жабры. Значительная часть азотистых продуктов распада выделяется у рыб посредством диффузии высокотоксичного аммония (NH_3) из крови в воду через жабры. Поскольку значительная часть этих веществ выделяется через жабры, потери воды с мочой сравнительно невелики (рис. 22.22).

Перед пресноводными рыбами стоит противоположная проблема: тонкие мембраны жабр должны постоянно омываться водой, поскольку в них осуществляется газообмен; при этом они также осмотически поглощают пресную воду и теряют содержащиеся в организме драгоценные соли в результате

Рис. 22.21. Приспособления морских птиц, противодействующие обезвоживанию организма. Солевая железа выделяет концентрированный раствор солей, попадающих в организм вместе с морской водой, а почки выделяют концентрированную мочу.

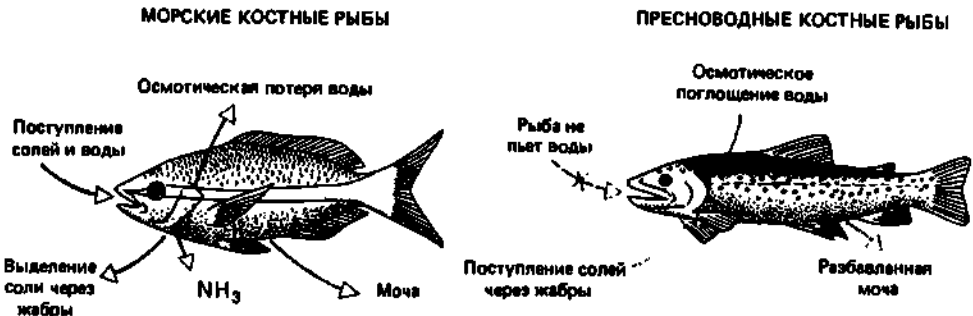


Рис. 22.22. У костных рыб солевой и водный баланс поддерживается жабрами и почками. а также газообмен с растворенными в воде газами. Жабры осуществляют водный и солевой обмен,

диффузии. В этом случае жабры активно транспортируют соли в организм, а почки сохраняют их путем вторичного всасывания и образования разбавленной мочи, с которой из организма выводится избыточная вода.

22.7. Кожа

Кожа—самый обширный «орган» тела—осуществляет множество функций, связанных с поддержанием гомеостаза. Клетки эпидермиса, или поверхностного эпителиального слоя кожи, постоянно отмирают и слущиваются. Они быстро замещаются посредством деления клеток нижележащего базального слоя (рис. 22.23). Таким образом происходит заживление небольших повреждений кожи и обеспечивается сохранение постоянно обновляемого механического барьера, защищающего организм от инфекций, механических повреждений и потери жидкости. Кроме того, имеющиеся в коже сальные и потовые железы выделяют жир и пот, в которых содержатся кислоты, служащие химическими средствами защиты от многих грибов и бактерий.

Кожа играет также важную роль в регуляции температуры тела. В холодную погоду кровеносные сосуды кожи сужаются, так что к поверхности тела поступает меньше крови и сокращаются потери тепла. Если же, напротив, организм перегрет, то кровеносные сосуды кожи расширяются, к поверхности тела подходит больше крови, и избыток тепла отдается окружающему воздуху. При перегревании организма потовые железы выделяют пот, и его испарение также способствует охлаждению организма.

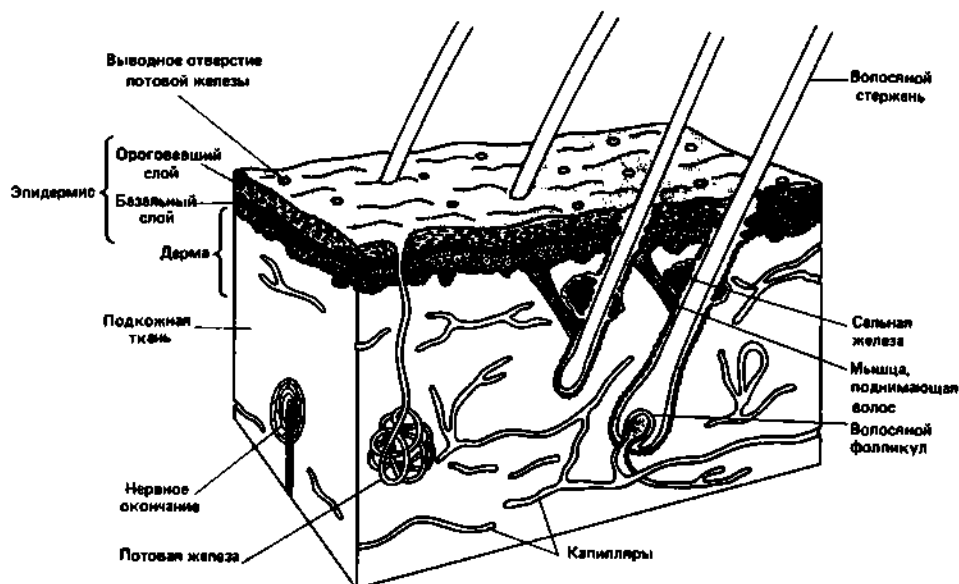


Рис. 22.23. Строение кожи человека.

На коже растут волосы, создающие защиту от холода. У каждого волоска есть крошечная мышца, поднимающая и опускающая его, что изменяет интенсивность циркуляции воздуха у самой поверхности кожи. Подкожная жировая клетчатка создает дополнительную теплоизоляцию.

22.8. Регуляция и гомеостаз

Познакомившись со многими системами органов человека, мы можем приступить к изучению их взаимодействий, направленных на поддержание гомеостаза. Регуляционные системы непрерывно контролируют состояние организма, поддерживая его на почти постоянном уровне. Эти системы действуют наподобие термостата, реагируя на нежелательное повышение или падение кровяного давления, содержания воды в организме, концентрации двуокиси углерода и кислорода в крови и т.д. соответствующим изменением скорости процессов, способных привести эти параметры к норме. В качестве примеров механизма работы таких регуляторных систем мы рассмотрим регуляцию содержания воды в организме, осуществляемую почками; реакцию кровеносной системы на физические нагрузки и изменения кровообращения и поведения, позволяющие животным регулировать температуру тела.

Регуляция водного обмена. Основным фактором, регулирующим количество воды, выводимой организмом через почки, является *антидиуретический гормон*, или *вазопрессин*, выделяемый в кровь *гипофизом* — железой, расположенной непосредственно под головным мозгом. Появление вазопрессина в крови увеличивает обратное всасывание воды в каналах из почечных клубочков фильтрата, снижая тем самым выведение воды с мочой. Выделение вазопрессина в кровь усиливается при обезвоживании организма (рис. 22.24). Организм обнаруживает уменьшение содержания в нем воды либо по сниже-

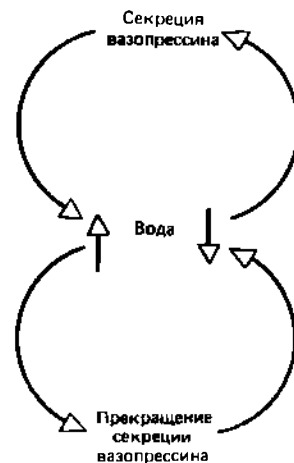


Рис. 22.24. Регуляция водного баланса почками. Потеря воды организмом усиливает секрецию вазопрессина, в результате чего обратное всасывание воды в почках возрастает. Увеличение объема жидкости в организме влечет за собой понижение концентрации вазопрессина, что делает возможным выведение избытка воды с мочой.

нию объема крови, например, при сильном кровотечении, либо по возрастанию концентрации различных веществ во внеклеточной жидкости, что может быть вызвано более обычными причинами, например интенсивным потоотделением.

Поскольку алкоголь подавляет секрецию вазопрессина, при неумеренном потреблении спиртных напитков выделение воды с мочой усиливается. Это ведет к общему обезвоживанию организма, чем и обусловлены в значительной степени сильная жажда и дискомфорт, характерные для похмелья.

Люди, у которых вазопрессина образуется аномально мало, страдают *несахарным диабетом*, болезнью, для которой характерно выделение большого количества разбавленной мочи и постоянная жажда. (Эта болезнь встречается гораздо реже *сахарного диабета*, при котором вследствие недостаточного образования инсулина сахар выводится с мочой.)

Реакция на физическую нагрузку. При интенсивной физической нагрузке нервная система посылает сигналы в мозговое вещество *надпочечников* – эндокринных желез, лежащих над почками. Эти железы выделяют в кровь гормон адреналин.

Под действием адреналина из *селезенки* в сосуды поступает некоторое количество депонированной в ней крови, в результате чего объем периферической крови увеличивается. Адреналин вызывает также расширение капилляров кожи, мышц и сердца, увеличивая их кровоснабжение. При физической нагрузке сердце должно работать более интенсивно, перекачивая больше крови; мышцы должны приводить в движение конечности; кожа должна выделять больше пота, чтобы отвести излишек тепла, образующегося в результате интенсивной работы мышц. Адреналин вызывает также сужение кровеносных сосудов брюшной полости и почек, уменьшая их кровенаполнение. Такое перераспределение крови позволяет поддерживать кровяное давление на нормальном уровне (при расширенном русле крови для этого оказывается недостаточно).

Адреналин повышает также частоту дыхания и сокращений сердца. В результате поступление в кровь кислорода и выведение из нее двуокиси углерода происходит быстрее, кровь движется по сосудам также быстрее, доставляя больше кислорода интенсивно работающим мышцам и ускоряя удаление конечных продуктов обмена.

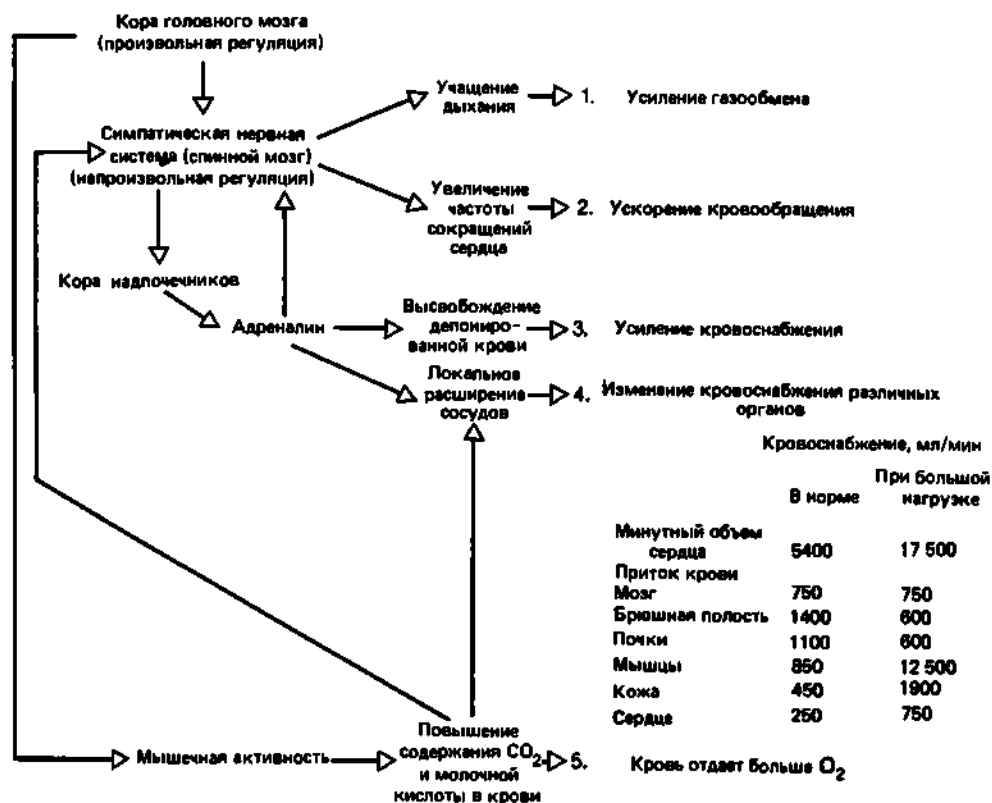


Рис. 22.25. Некоторые реакции организма на физическую нагрузку.

При физической нагрузке мышцы выделяют больше двуокси углерода, чем обычно, и это само по себе обладает регуляторным воздействием. Двуокись углерода повышает кислотность крови, что влечет за собой усиление снабжения мышц кислородом и расширение кровеносных сосудов мышц, а также стимулирует нервную систему к увеличению выделения адреналина, что в свою очередь повышает частоту дыхания и пульса (рис. 22.25).

На первый взгляд все эти приспособления к физической нагрузке должны изменять состояние организма, однако в действительности они обеспечивают сохранение того же состава внеклеточной жидкости, омывающей все клетки организма, и в особенности мозг, каким он был бы без нагрузки. Если бы не было этих приспособлений, физическая нагрузка приводила бы к повышению температуры внеклеточной жидкости, к уменьшению концентрации в ней кислорода и к повышению ее кислотности. При крайне тяжелой физической нагрузке все это и происходит; в мышцах накапливается кислота, вызывая судороги. Сами судороги также несут регуляторную функцию, пресекая возможность дальнейшей физической работы и давая возможность организму вернуться в нормальное состояние.

Мы рассмотрели лишь некоторые взаимодействия между системами, участвующими в реакции организма на физическую нагрузку, но они уже дают



Рис. 22.26. Сохранение тепла организмом. А. Самец императорского пингвина даже во время ходьбы не спускает птенца со своих лап, защищая его от жестоких антарктических морозов. Птенец покрыт пышным хорошо сохраняющим тепло пухом. Слой подкожного сала создает дополнительную теплоизоляцию. Позднее при линьке пух сменится гладкими перьями, создающими обтекаемые контуры тела пингвина. Б. Млекопитающих, например изображенную на этой фотографии ламу, защищает от холода шерстный покров.

представление о сложности и точности регуляторных механизмов, ответственных за поддержание постоянства внутренней среды организма, а тем самым и самой жизни.

Терморегуляция. Гомеостаз включает поддержание не только постоянства состава жидкостей организма, но и их температуры. Большинство ферментов работает достаточно эффективно лишь при некоторой оптимальной для них или близкой к ней температуре, и поэтому тело всегда должно оставаться теплым, но не слишком.

Все организмы вырабатывают тепло в результате происходящих в них химических реакций, в совокупности называемых *метаболизмом*. У млекопитающих и птиц метаболические реакции протекают с высокой скоростью, и это позволяет им поддерживать высокую температуру тела. Высокая скорость метаболизма требует больших количеств кислорода, используемого в клеточном дыхании. Для обеспечения быстрой доставки кислорода ко всем клеткам у птиц и млекопитающих имеются разного рода приспособления: обширная дыхательная поверхность легких, где происходит поглощение кислорода; огромное число эритроцитов, переносящих кислород; высокое кровяное давление, нагнетающее богатую кислородом кровь в капилляры. Когда нормального метаболизма оказывается недостаточно для обеспечения необходимого организму количества тепла, центральная нервная система вызывает особые мышечные сокращения, и мы начинаем «дрожать от холода». Это повышает интенсивность метаболизма, а тем самым и теплообразование в мышцах.

Млекопитающие и птицы обладают специальными приспособлениями не только для образования тепла, но и для его сохранения. Тело млекопитающих покрыто шерстью (мехом), а тело птиц – перьями, и под кожей у них имеется слой жировой ткани (рис. 22.26). У человека по сравнению с другими млеко-

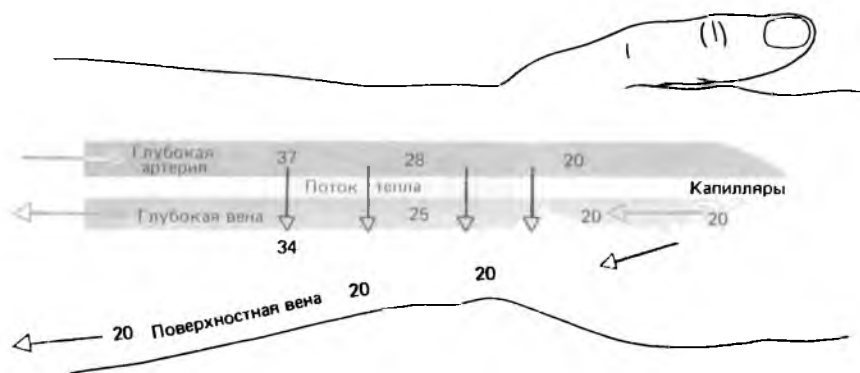


Рис. 22.27. Противоточный теплообмен между артерией и веной. Рука остывает, т. е. отдает тепло окружающему воздуху. Между лежащими глубоко под кожей артерией и веной происходит теплообмен: артериальная кровь, идущая к поверхности тела, заранее охлаждается, а ве-

нозная, идущая в глубь тела, — нагревается. Если организму требуется отдать избыток тепла, то кровь из руки возвращается по поверхностным венам, где она может отдать тепло в воздух, а также избежать получения тепла от артериальной крови.

питающими волосной покров развит слабо, и мы компенсируем этот недостаток теплой одеждой. Для того чтобы сохранять тепло, одежда должна быть сухой, поскольку влага при высыхании поглощает большое количество выделяемого телом тепла.

Кровеносная система также участвует в сохранении тепла. При переохлаждении нервная система посылает импульсы, вызывающие сужение кровеносных сосудов кожи. Это уменьшает приток крови к поверхности тела, где она отдавала бы тепло в окружающую среду. Выступающие части тела — конечности, нос, уши — часто бывают тонкими и имеют обтекаемую форму; кроме того, в них почти отсутствует подкожный жировой слой, но тем не менее они должны снабжаться кровью. Кровеносные сосуды в конечностях часто располагаются вплотную друг к другу и могут работать по принципу противоточного теплообменника: кровь, поступающая от сердца, отдает свое тепло крови, возвращающейся в сердце. Таким образом, поступающая в конечности кровь предварительно охлаждается и отдает в воздух сравнительно мало тепла, а кровь, возвращающаяся во внутренние участки организма, нагревается почти до температуры этих участков (рис. 22.27).

Нервная система млекопитающих и птиц функционирует лишь в узком интервале температур. Кроме того, если нервная ткань лишена кислорода, то она быстро отмирает. Ввиду таких высоких запросов головной мозг должен быть обеспечен постоянным притоком теплой крови независимо от температуры окружающей среды. В холодную погоду важно держать голову в тепле, поскольку голова — это основной потенциальный источник потерь тепла. Может быть именно поэтому на голове у человека сохранился волосной покров, тогда как на теле в процессе эволюции он был утрачен.

При повышении температуры тела выше нормальной включаются различные физиологические механизмы, увеличивающие теплоотдачу в основном двумя способами: во-первых, возрастает приток крови к коже и в результате увеличивается теплоотдача путем излучения тепла; во-вторых, что более важно, большинство птиц и млекопитающих используют для охлаждения организма испарение, поскольку вода, переходя из жидкого состояния в газообраз-

ное, поглощает большое количество тепла. У человека при перегреве влага выделяется через кожу в виде пота. Затем содержащаяся в поте вода испаряется, охлаждая тело. Другие млекопитающие и птицы достигают той же цели посредством тепловой одышки – учащенного неглубокого дыхания, увеличивающего испарение со слизистой верхних дыхательных путей. Кроме того, они изменяют положение перьев или шерсти с тем, чтобы усилить приток воздуха к поверхности кожи и таким образом усилить теплоотдачу.

Разговорный термин «теплокровные» примерно соответствует научному термину *гомойотермные* (homeo – одинаковый, therm – тепло) и применяется к птицам и млекопитающим, т.е. животным, всегда поддерживающим постоянную температуру тела. Разговорное «холоднокровные» примерно соответствует научному *пойкилотермные* (poikilo – изменяющийся), применяемому к животным, температура тела которых изменяется с изменением температуры окружающей среды. Путаница возникает из-за того, что большинство людей считает всех животных, кроме птиц и млекопитающих, пойкилотермными, а это неверно. Основную часть пойкилотермных животных составляют водные беспозвоночные. Большинство из них, начиная от медуз, обитающих в тропических морях с температурой около 20°C, и кончая раками, населяющими северные водоемы, температура которых меняется от 4°C зимой до 20°C летом, хорошо переносят колебания температуры, характерные для их среды. По мере того как при переходе от зимы к лету температура воды повышается, некоторые из этих животных синтезируют новый набор ферментов, которые активны при более высокой температуре. Большинство рыб, земноводных и некоторые пресмыкающиеся также пойкилотермны, однако у большинства пресмыкающихся и у некоторых крупных рыб температура тела заметно выше температуры среды. То же самое относится к беспозвоночным: при сильном охлаждении тела пчелы гибнут, а у бабочек температура летательных мышц должна быть выше температуры человеческого тела. Из этого ясно, что провести четкую границу между пойкилотермными и гомойотермными животными нелегко.

Животных можно классифицировать также по способу регуляции температуры тела. *Экотермными* (ecto – внешний) называют животных, которые поддерживают постоянную температуру тела в основном посредством поведенческих адаптаций, регулируя количество тепла, отдаваемого в окружающую среду. Так, например, пресмыкающиеся и насекомые любят погреться на солнышке (рис. 22.28, А), а форель ищет воду похолоднее; в этих случаях теплообмен с окружающей средой изменяет температуру тела животного. *Эндотермными* (endo – внутренний) называют животных, использующих в основном физиологические механизмы регуляции температуры тела. Большинство животных используют в той или иной мере как физиологические, так и поведенческие механизмы регуляции. Так, например, грызуны, обитающие в пустыне, собаки и человек, будучи преимущественно эндотермными, проявляют экотермическое поведение, предпочитая в жаркий день оставаться в тени, тогда как многие экотермные рыбы, земноводные и насекомые проявляют свойственную эндотермным животным способность вырабатывать и сохранять достаточно метаболического тепла для поддержания высокой температуры по крайней мере в некоторых частях тела почти все время.

На выработку метаболического тепла в количестве, достаточном для поддержания температуры тела при 40°C, требуется много энергии (поставляемой пищей и кислородом). С эволюционной точки зрения бессмысленно поддерживать температуру тела на уровне, необходимом для сохранения активного



Рис. 22.28. Поведенческие механизмы регуляции температуры тела. *А.* Ящерица повышает температуру тела, греясь на солнце. *Б.* В жаркий

полдень птенец чайки прячется от солнца в тени, отбрасываемой родительской особью.

образа жизни, в такие периоды, когда нельзя встретить ни хищников, ни добычи, ни потенциальных брачных партнеров: и в самом деле многие животные экономят энергию, допуская сильное понижение температуры тела в эти периоды. Так, например, многие наземные беспозвоночные, земноводные, пресмыкающиеся, колибри и мелкие млекопитающие ежедневно на некоторое время впадают в *оцепенение*: животное перестает двигаться и температура его тела изменяется вместе с температурой окружающего воздуха.

Поскольку температура тела у млекопитающих и птиц обычно выше температуры окружающего воздуха, они теряют тепло через поверхность тела. Такая теплоотдача относительно сильнее у мелких эндотермных животных, поскольку у них больше отношение поверхности тела, отдающей тепло, к объему тела, в котором тепло вырабатывается. Для того чтобы мелкое эндотермное животное, например землеройка или колибри, могло произвести необходимое количество тепла, оно должно ежедневно съедать количество пищи, превосходящее по весу его собственный вес, а промежутки между кормежками не должны превышать нескольких часов; в противном случае эти животные погибают от голода. Понижение температуры тела в периоды оцепенения позволяет ему несколько сократить расход энергетических ресурсов. *Зимней и летней спячкой* называют более длительные периоды, в течение которых температура тела животного понижена.

Краткое содержание главы

Клетки могут жить лишь в очень ограниченном диапазоне условий. Содержание в организме питательных веществ, кислорода и двуокиси углерода, воды и солей не должно выходить за определенные, очень узкие границы; у некоторых животных в столь же узких пределах должна поддерживаться температура тела. Поскольку живая клетка непрерывно потребляет питательные вещества и кислород и выделяет различные продукты жизнедеятельности, она непрерывно оказывает воздействие на среду своего обитания – внеклеточную жидкость. Постоянный обмен этими веществами, происходящий между внеклеточной жидкостью и кровью в капиллярных руслах кровеносной

системы, поддерживает внеклеточную жидкость в таком состоянии, при котором она может служить подходящей средой обитания для клеток.

Кровь в свою очередь обновляется, проходя через капилляры легких, почек и кожи. В капиллярах дыхательных поверхностей легких кровь отдает двуокись углерода и обогащается кислородом; в почках она отдает воду и малые молекулы, а, кроме того, здесь происходит обмен различных веществ до тех пор, пока не восстановится нормальное соотношение воды, солей и конечных продуктов обмена; в капиллярах кожи кровь отдает избыточное тепло либо путем теплоизлучения, либо выделяя воду и соли в виде пота.

Поскольку в капиллярах кровь находится под давлением, создаваемым работой сердца, часть жидкости покидает кровяное русло. Большая ее часть возвращается в капилляры неподалеку от их венозного конца, а оставшая жидкость собирается в лимфатические сосуды и возвращается по ним в крупные вены вблизи сердца. Сильно разветвленные кровеносная и лимфатическая системы образуют идеальную транспортную сеть, по которой клетки и антитела иммунной системы быстро переносятся в любую часть организма, куда проникли чужеродные клетки или химические вещества.

Изменения состояния организма вызывают соответствующие изменения в функционировании его физиологических механизмов. При тяжелой физической работе, перегреве или переохлаждении относительное количество крови, доставляемой в разные части организма, изменяется. При обезвоживании организма, при кровопотерях и изменениях солевого баланса соответствующим образом изменяются состав и количество мочи. В ответ на проникновение в организм чужеродных антигенов начинается размножение соответствующих клеток иммунной системы. Все эти механизмы дают организму возможность поддерживать постоянство клеточной среды и перераспределять имеющиеся ресурсы так, чтобы компенсировать изменения внешних условий.

Проверьте себя

1. Назовите системы организма, ответственные за следующие типы активности:
 - а) удаление из крови азотсодержащих конечных продуктов обмена;
 - б) накопление избыточной внеклеточной жидкости и возврат ее в кровь;
 - в) газообмен с окружающей средой;
 - г) транспорт питательных веществ в организме.
2. Кровь переносят к сердцу:
 - а) лимфатические сосуды;
 - б) вены;
 - в) артерии;
 - г) капилляры;
 - д) альвеолы.
3. Кровь теряет максимальное количество кислорода при прохождении через:
 - а) правое предсердие и правый желудочек;
 - б) легкие;
 - в) одну из вен руки;
 - г) капилляры в одной из мышц.
4. Функция тромбоцитов (кровяных пластинок) состоит в:

- а) образовании сгустков крови;
 - б) борьбе с инфекциями;
 - в) транспорте кислорода;
 - г) газообмене с окружающей средой;
 - д) предотвращении уплотнения стенок артерий.
5. Основная роль гемоглобина состоит в:
- а) переносе кислорода;
 - б) переносе двуокиси углерода;
 - в) предотвращении «закисления» крови;
 - г) свертывании крови.
6. Введение в организм антигена вызывает иммунную реакцию на этот антиген, в результате которой:
- а) вырабатывающие антитела клетки создают антитела, способные связывать данный антиген;
 - б) эти клетки мутируют и становятся способными производить антитела, связывающие данный антиген;
 - в) клетки, содержащие соответствующие антитела, гибнут, разрушаются и высвобождают антитела;
 - г) стимулируется размножение клеток, вырабатывающих антитела к данному антигену.
7. Как гипервентиляция, так и задержка дыхания могут привести к потере сознания. Если в остальных условиях нормальные, то это происходит в результате:
- а) изменения концентрации двуокиси углерода в крови;
 - б) утраты эритроцитами гемоглобина;
 - в) поражения легких;
 - г) аномально высокой потери кислорода гемоглобином.
8. Слева перечислены вещества, которые должны время от времени удаляться из организма. Укажите, какой из перечисленных справа органов ответствен за их выделение. (За выделение некоторых веществ могут быть ответственны несколько органов; укажите их все.)
- | | |
|-------------------|-----------|
| Двуокись углерода | а) легкие |
| Вода | б) кожа |
| Соли | в) почки |
| Сахара | |
| Гормоны | |
| Пряности | |
9. Сильное кровотечение вызывает уменьшение количества выделяемой мочи. Это происходит в основном в результате:
- а) увеличения количества воды, отфильтровываемой из крови в нефроны;
 - б) уменьшения количества воды, фильтруемой в нефронах;
 - в) увеличения обратного всасывания воды в почечных канальцах;
 - г) уменьшения обратного всасывания воды в почечных канальцах.
10. Увеличение концентрации адреналина в крови приводит к уменьшению притока крови к:
- а) мозгу;
 - б) коже;

- в) печени;
 - г) сердцу;
 - д) легким.
11. Организм человека согревается в основном за счет:
- а) метаболизма;
 - б) мышечной дрожи;
 - в) теплой одежды;
 - г) пребывания на солнце;
 - д) потоотделения.

Вопросы для обсуждения

1. Подвержена ли дыхательная поверхность ваших легких воздействиям со стороны окружающей среды? Обоснуйте свой ответ.
2. Что произойдет, если реципиент с группой крови В получит при переливании кровь донора с группой крови О?
3. В чем состоит преимущество обладания мочевым пузырем? У птиц нет мочевого пузыря, почему?
4. С медицинской точки зрения было бы очень полезно, если бы клетки и ткани можно было пересаживать от одного человека другому без риска отторжения. В чем же смысл существования антигенов клеточной поверхности, специфичных для клеток отдельных индивидуумов?
5. Птицы и млекопитающие обладают четырехкамерным сердцем и гомойотермны. Какова связь между этими двумя признаками?

Глава 23

Координационные механизмы у животных

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Рассказать, какие функции выполняют в организме органы чувств, нервная система и эффекторы.
2. Перечислить пять типов стимулов, воспринимаемых органами чувств, и назвать органы чувств, реагирующие на стимулы каждого типа.
3. Нарисовать схему глаза, правильно указав роговицу, зрачок, радужную оболочку, хрусталик и сетчатку; назвать функции каждой из перечисленных структур; кратко описать расположение и функции колбочек и палочек; рассказать, как информация о падающем на палочку свете достигает мозга.
4. Описать в общих чертах строение и функции нейрона; объяснить, как в нервной системе происходит передача информации о характере и силе стимула.
5. Нарисовать схему синапса, указать его основные компоненты, объяснив роль каждого из них, и рассказать, как через синапс передается информация.
6. Описать реакцию «борьбы или бегства», перечислив не менее четырех физиологических изменений, происходящих во время ее осуществления.
7. Изобразить структурную единицу волокна скелетной мышцы между двумя соседними Z-пластинками во время сокращения волокна и его расслабления.
8. Назвать два основных белка, обеспечивающих сокращение мышцы, указать их на своем рисунке (см. задание 7) и рассказать о роли, которую играют эти белки, а также АТФ и ионы кальция в сокращении мышцы.
9. Схематически на биохимическом и клеточном уровнях описать события, происходящие с момента поступления нервного импульса к нервно-мышечному соединению до расслабления скелетного мышечного волокна.
10. Объяснить, как регулируется сила и длительность сокращения скелетной мышцы.
11. Описать связи между гипоталамусом и гипофизом и роль этих структур в эндокринной системе.

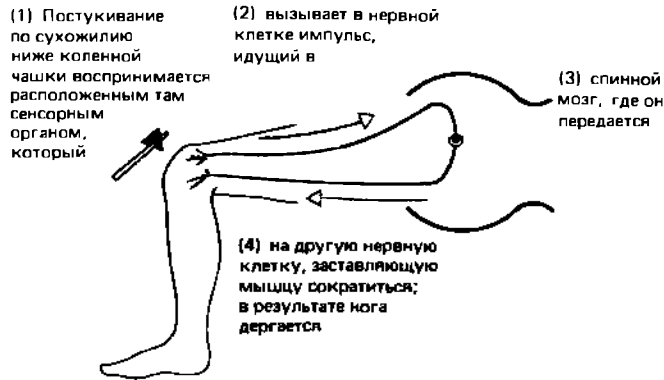


Рис. 23.1. Коленный рефлекс. Эта рефлекторная дуга может служить примером простейшей регуляторной цепи в организме. Она включает: 1) сенсорный орган, воспринимающий стимул; 2) нервы, проводящие информацию от сенсор-

ного органа к центральной нервной системе и от нее – к эффекторному органу; 3) эффекторный орган (в данном случае – мышца), осуществляющий ответ.

Для простоты мы можем по отдельности изучать процессы пищеварения, дыхания, размножения и поведение, однако в живом организме эти процессы неразрывно связаны. Все функции организма должны быть скоординированы между собой. У животных такую координацию осуществляют нервная и эндокринная системы. Органы чувств (например, глаза и уши, а также органы, чувствительные к изменениям химического состава крови) воспринимают стимулы, такие, как свет или давление, несущие информацию о внутренней и внешней по отношению к организму среде. Эта информация передается в *центральную нервную систему*, состоящую из головного и спинного мозга, которая направляет мышцам и железам команды для необходимых изменений. Такие изменения можно подразделить на две основные группы: изменения, обеспечивающие внутренний гомеостаз и реакции на внешние события.

Рефлекторная дуга представляет собой простой пример петли контроля (рис. 23.1) и состоит из сенсорной клетки, воспринимающей стимул, из цепочки нейронов, включающей клетки центральной нервной системы, которые передают сигнал о воспринятом стимуле, а также мышцы или железы. При появлении стимула сенсорная клетка посылает информацию о нем по цепи нейронов. Поскольку между органом чувств и мышцей или железой располагаются обычно всего несколько нейронов, эффектор быстро отвечает на стимул, воспринятый сенсорной клеткой.

В этой главе мы рассмотрим органы чувств, воспринимающие стимулы, и нервы, передающие информацию от них; мы также разберем работу эндокринной и мышечной систем, которые реагируют на поступающую к ним информацию. Мы будем иметь дело главным образом с системами органов чувств человека, однако множество других животных обладают сходными системами. Основное различие между нами и другими животными заключается в гораздо более высоком уровне развития нашего мозга и как следствие этого в огромном разнообразии форм поведения.

23.1. Органы чувств

Часто говорят, что у человека пять чувств: зрение, слух, осязание, обоняние и вкус, однако на самом деле мы обладаем не менее чем дюжиной различных типов органов чувств. Каждый из них специализирован на восприятии определенного типа *стимулов*, т.е. той или иной формы энергии. Клетки, входящие в состав того или иного органа чувств, которые реагируют на стимулы, называются *рецепторами*; эти клетки удобно классифицировать в соответствии с видом энергии стимула, на который они реагируют: свет, давление, химические соединения, температуру, магнитные поля или электрический ток. У человека имеются все перечисленные типы рецепторов, кроме рецепторов, реагирующих на магнитные поля и электрический ток. Примером животного, обладающего рецепторами электрического тока, может служить акула: нервные импульсы всех животных представляют собой слабые электрические токи, которые частично распространяются и в окружающей среде, и акулы отслеживают жертву, обнаруживая эти слабые токи. Некоторые птицы и бактерии способны воспринимать магнитное поле Земли.

К механорецепторам относятся рецепторы, расположенные в ухе (которые реагируют и на колебания давления воздуха, и на ускорение силы тяжести), тактильные и болевые рецепторы кожи и некоторых внутренних органов и расположенные в мышцах рецепторы растяжения. Терморецепторы находятся в коже, на языке и в различных местах внутри организма. В организме животного имеются также хеморецепторы, из которых наиболее знакомые нам располагаются в носу и на языке.

Многие животные обладают такими же чувствами, как и человек, однако нельзя забывать, что животное воспринимает окружающий мир не совсем так, как мы. (На самом деле даже два человека нередко воспринимают одно и то



Рис. 23.2. К сенсорным органам, расположенным на голове насекомого, относятся глаза (большие шары с поверхностью, напоминающей соты) и многочисленные волосковые механорецепторы, реагирующие на движение воздуха и на прикосновение. (Biophoto Associates.)



Рис. 23.3. Глаза различных животных воспринимают одни и те же предметы по-разному. Человек не видит темных пятен на цветке калужницы болотной (*слева*). Насекомое видит на лепестках того же цветка крупные темные пятна (*справа*), так как его глаза в отличие от человеческих видят ультрафиолетовый свет.

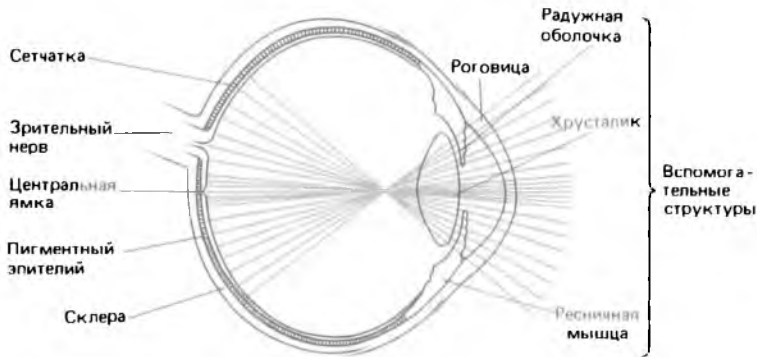


Рис. 23.4. Схема строения глаза человека. Рецепторные клетки располагаются в сетчатке. Центральная ямка — это область сетчатки с осо-

бенно высокой разрешающей способностью по отношению к деталям изображения.

же явление совершенно по-разному.) Различия в восприятии могут быть обусловлены тем, что органы чувств по-разному реагируют на стимулы, или тем, что информация, полученная от них, по-разному обрабатывается в нервной системе. Например, насекомые видят мир совершенно иначе, чем мы с вами. Их сложные глаза состоят из множества светочувствительных элементов (рис. 23.2). Кроме того, насекомые в отличие от человека способны воспринимать ультрафиолетовый свет (рис. 23.3).

Функция органов чувств сводится к восприятию определенных стимулов и передаче информации о них в центральную нервную систему. Для этого рецептор в первую очередь должен трансформировать энергию стимула в единственную форму энергии, которая может передаваться по нервным волокнам, — в электрическую. Рассмотрим подробнее один из наших органов чувств — глаз.

Глаз. Почти все животные обладают фоторецепторами, которые трансформируют световую энергию в электрическую при помощи *пигментов* — окрашенных молекул, обратимо меняющих структуру при действии света. У человека фоторецепторные клетки располагаются в сетчатке, тонким слоем выстилающей задние две трети глаза (рис. 23.4). Остальные структуры глаза проводят свет или фильтруют его на пути к рецепторам.

Стенка глазного яблока состоит из трех слоев. Наружный слой представляет собой так называемые «белки» глаз. В передней части этот слой переходит в выпуклую прозрачную *роговицу*. От загрязнения и высыхания роговицу защищает постоянно омывающая ее слезная жидкость и частое мигание. Прикосновение к глазу или приближение к нему любого «опасного» предмета вызывает очень быстрый *мигательный рефлекс* — кратковременное смыкание век. Роговица прекрасно восстанавливается — разрезы на ней можно зашивать, и это не приводит к ухудшению зрения. Если с возрастом или из-за болезни роговица теряет прозрачность, ее можно заменить трансплантатом. (В роговице нет кровеносных сосудов, поэтому антитела организма не контактируют с тканью трансплантатов [см. разд. 22.4].)

В передней части глазного яблока расположен *зрачок* — отверстие в средней оболочке глаза. Пигмент, содержащийся в ней вокруг зрачка, обуславливает цвет глаз и препятствует попаданию в глаз света. Таким образом, един-

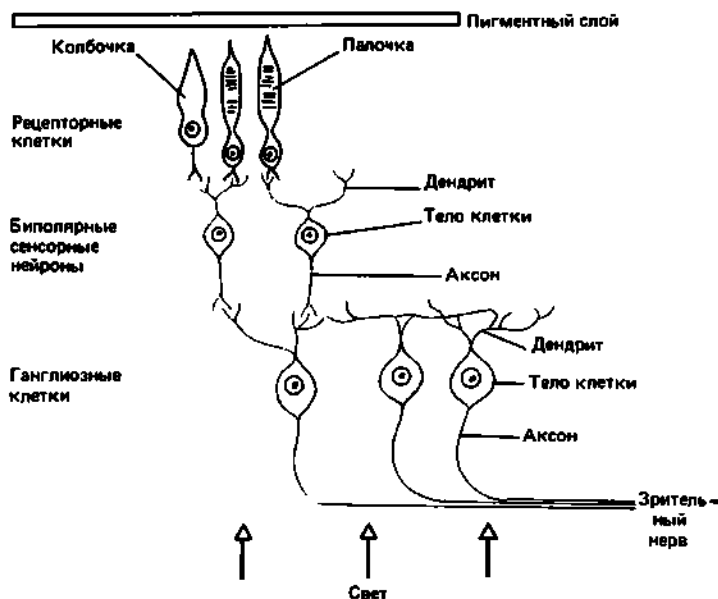


Рис. 23.5. Схематическое изображение поперечного среза сетчатки позвоночного животного. Обратите внимание на то, что свет, прежде чем достичь рецепторов, должен пройти через слой нервных клеток (выделены цветом). Пиг-

ментный слой, расположенный за колбочками и палочками, поглощает свет, не попавший на рецепторные клетки. Этим предотвращается отражение света от задней стенки глаза, которое вызвало бы нарушение изображения.

ственный путь светового луча к сетчатке лежит через зрачок. Размеры зрачка непостоянны: ресничная мышца может расширять его при низкой освещенности и сужать — при высокой. Это позволяет пропускать через зрачок достаточное количество световой энергии, чтобы видеть, и в то же время предохраняет сетчатку от повреждения излишне ярким светом. (Чтобы обследовать внутренность глаза, окулисты используют несколько капель миорелаксанта, временно блокирующего зрачковый рефлекс.) За зрачком располагается округлый хрусталик, подвешенный на мышцах, меняющих его кривизну, — этим достигается фокусировка пучка света, проникшего в глаз.

Внутренняя оболочка глаза — сетчатка. В ней располагаются фоторецепторные клетки — палочки и колбочки, а также нервные клетки, передающие информацию от глаза в мозг (рис. 23.5).

Больше всего колбочек в центральной части сетчатки. При ярком свете они обеспечивают восприятие мелких деталей объектов. В то же время колбочки играют важную роль в механизмах цветового зрения.

Палочки обладают очень высокой чувствительностью, позволяющей видеть в условиях освещенности, слишком низкой для колбочек. Они, однако, не обеспечивают хорошего различения цветов. Количество палочек увеличивается на периферии сетчатки. Таким распределением фоторецепторов объясняется то, что мы способны, например, заметить неяркую звезду «краем глаза», но если мы посмотрим на нее прямо, т.е. переместим изображение звезды на колбочки, то можем ничего не увидеть.

Когда свет падает на фоторецепторы сетчатки, молекулы пигмента, поглощая энергию, изменяют свою форму (рис. 23.6). Изменение формы молекулы

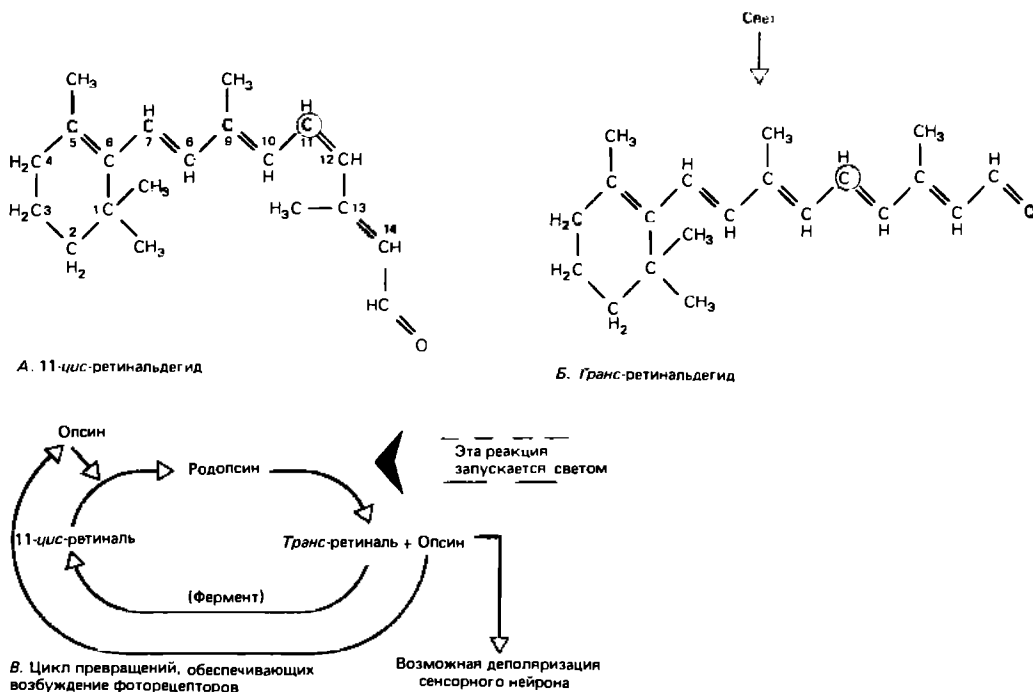


Рис. 23.6. А, Б. Две разные пространственные формы ретиальдегида – зрительного пигмента, обнаруженного у многих животных. Свет вызывает переход одной формы в другую. Молекула меняет форму, вращаясь вокруг углеродного

атома под номером 11 (обведен синим кружком). В. Схема воздействия света, вызывающего нервный импульс (деполяризацию нейрона), на зрительный пигмент.

приводит к возникновению в мембране фоторецептора электрического разряда (как это происходит – пока еще неясно), который передается на соседнюю нервную клетку, а та в свою очередь отправляет в мозг нервный импульс. Для того чтобы лучше видеть в темноте, очень полезно есть морковь, так как в ней содержится пигмент, расщепляемый в организме до витамина А, который является частью фоточувствительного пигмента в палочках.

23.2. Нервная система

Нейроны. Клетки, входящие в состав нервной системы, которые могут передавать информацию в виде *нервных импульсов*, называются *нейронами*. Импульсы в нервной системе чем-то похожи на электрические импульсы, бегущие по проводам, но между ними есть несколько существенных различий. Во-первых, в живом организме электрические процессы распространяются в жидкой, а не в твердой среде. Кроме того, проведение нервного импульса обеспечивается движением заряженных ионов через мембрану нервной клетки; при распространении импульса все новые участки мембраны становятся временно проницаемыми для ионов. Еще одно важное отличие состоит в том, что нейрон постоянно затрачивает энергию в форме АТФ на выведение по-

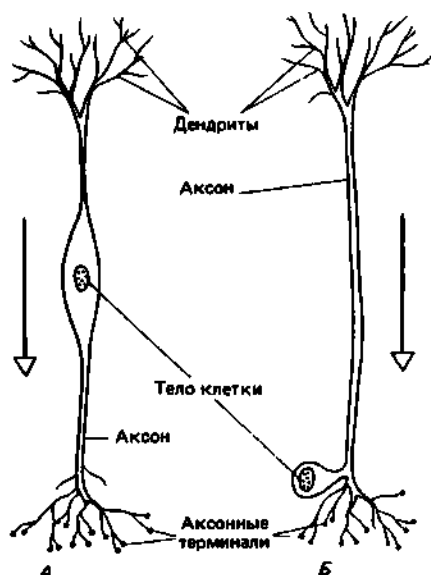


Рис. 23.7. Структура нейронов. А. Короткоаксонный нейрон, тело которого расположено в середине аксона. Б. Изображенный здесь нейрон передает импульсы от кожи в центральную нервную систему. Стрелка указывает направление проведения нервного импульса.

ступивших в него ионов. Таким образом, способность клетки передавать информацию постоянно восстанавливается.

В нейроне можно выделить *тело клетки*, в котором помещается ядро, и множество отростков, иногда очень длинных и тонких (рис. 23.7 и 23.8), различающихся по своей роли в передаче информации. Отростки, получающие информацию от других нейронов, называются *дендритами*, а отростки, передающие информацию следующим клеткам в цепи, носят название *аксонов*. Нейрон может иметь несколько тысяч дендритов, тогда как аксон всегда один, правда, он может разветвляться на большое число терминалей. Большинство клеточных тел нейронов лежит в центральной нервной системе. Самыми длинными аксонами обладают клетки, получающие информацию от периферических органов чувств и передающие ее в центральную нервную систему. Аксон такого нейрона может тянуться от тела клетки, расположенного вблизи спинного мозга, на расстояние около метра, например к пальцу на ноге. Отростки нейронов, целиком лежащих в центральной нервной системе, обычно короче, так как расстояния между клетками там меньше.

Прежде чем в нейроне возникнет нервный импульс, стимуляция его должна достигнуть определенного минимального, или *порогового*, значения. После того как пороговый уровень достигнут, возникший нервный импульс распространяется по всей длине аксона. Все импульсы одного и того же нейрона имеют одинаковую величину и движутся с одинаковой скоростью. Считается, что импульс нервной клетки подчиняется закону «все или ничего»; об этом свидетельствуют наличие порога и постоянные параметры, характеризующие импульсы.

Нейрон может находиться только в двух состояниях: он либо «включен» (проводит импульс), либо «выключен» (не проводит импульса). Как же можно объяснить способность нервной системы воспринимать и обрабатывать сложную информацию, исходя из таких простых свойств ее структурных элементов? Другими словами, если нейрон сетчатки может сообщить мозгу всего лишь такую информацию: «На мой фоторецептор падает свет» (или не сооб-

Рис. 23.8. Так выглядят нейроны, если их рассматривать с помощью светового микроскопа. Среди массы переплетенных дендритов и аксонов лежат два тела клетки. (Фото Carolina Biological Supply Company.)

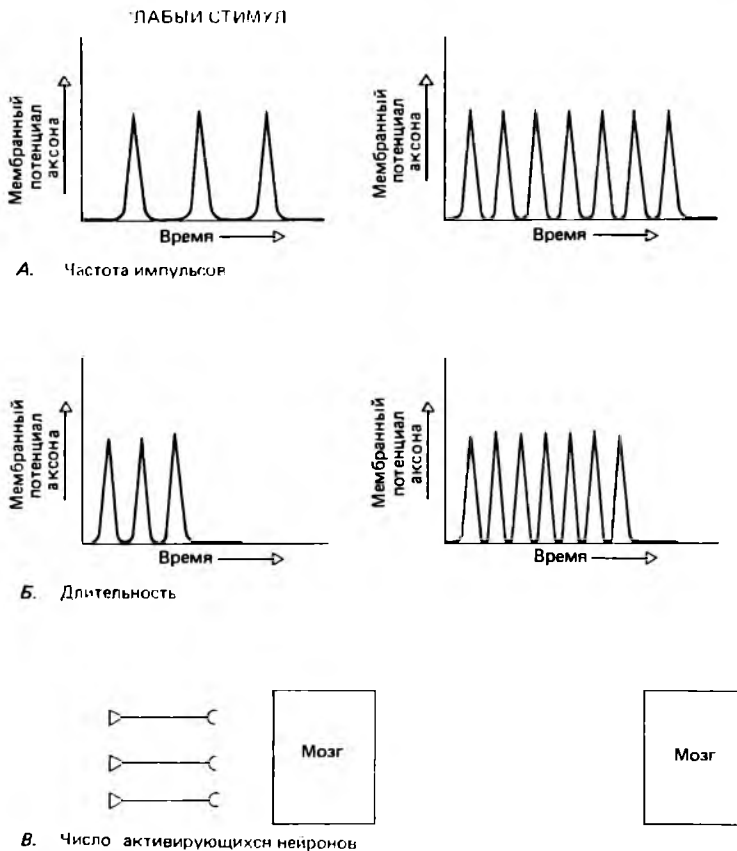
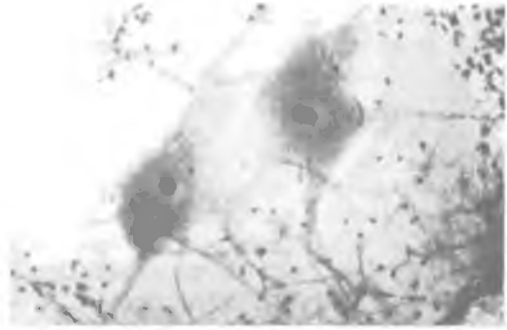


Рис. 23.9. Способы кодирования интенсивности стимула в активности нейрона. Потенциалы действия на *А* и *Б* — регистрация при помощи осциллографа электрической активности нейрона, достигающей электрода, расположенного около клетки. При увеличении интенсивности

стимула возрастает частота потенциалов действия (*А*); растет число потенциалов действия в ответе (длительность разряда) (*Б*) или увеличивается число реагирующих нейронов (изображены в цвете) (*В*).

шить ничего), как же мы, рассматривая какой-либо предмет, определяем его цвет, форму, фактуру, освещенность и перемещение?

Информация о величине стимула (например, о яркости света) может быть закодирована тремя основными способами:

1. *Частота.* Чем сильнее стимул, тем выше будет частота импульсации нейрона, т.е. тем быстрее очередной импульс будет следовать за предыдущим. Слабый стимул вызовет всего несколько импульсов в секунду, тогда как сильный может вызвать гораздо больше (рис. 23.9, А).

2. *Длительность серии импульсов (разряда).* Чем больше сила стимула, тем дольше продолжается вызванная им импульсация нейрона (рис. 23.9, Б).

3. *Количество разряжающихся нейронов.* Чем сильнее стимул, тем больше клеток ответят на него импульсами. Допустим, что некоторое число нейронов характеризуется разными порогами разрядов. Тогда слабый стимул возбудит всего несколько клеток, а сильный превысит пороговое значение и, значит, вызовет ответ у большего числа нейронов (рис. 23.9, В).

Но мозг «узнает» не только об интенсивности стимулов. Система связей между нейронами (характер их контактов друг с другом) служит источником дополнительной информации. Например, некоторые клетки мозга получают импульсы только от определенных нейронов сетчатки: так мозг «узнает», под каким углом свет попадает в глаз. Более того, связи организованы таким образом, что некоторые нейроны разряжаются только в том случае, если стимул имеет определенную форму или размеры, либо движется в определенном направлении.

Импульсы нейронов зрительной системы ничем не отличаются от импульсов нервных клеток носа, кожи или уха. Мозг интерпретирует вход от нейронов сетчатки как свет, потому что он «знает», что эти нейроны связаны с фоторецепторами. Нейроны зрительной системы могут генерировать импульсы и по другим причинам, например при ударе по голове или при слабом нажатии пальцем на угол глаза. В таких случаях человек видит «искры», потому что мозг интерпретирует такое давление, как свет. (Тот факт, что при этом мы ощущаем и давление, свидетельствует о наличии в глазу рецепторов давления.)

Синапсы. Поскольку информация о месте, откуда приходит нервный импульс, имеет огромное значение для работы мозга, связи между нейронами, а также причины их возникновения и исчезновения очень активно изучаются. Информация передается от одного нейрона к другому через контакты, называемые *синапсами* (рис. 23.10). Синапс состоит из узкой щели между двумя клетками и двух мембран, одна из которых принадлежит клетке, посылающей сигнал, а другая – принимающей его (рис. 23.11). Информация передается через синапс от клетки к клетке одним из двух способов. Первый, сравнительно недавно обнаруженный, – это обычный «скачок» импульса с мембраны одного нейрона на мембрану другого, если клетки расположены очень близко друг к другу. Однако электрические синапсы встречаются довольно редко. Большая часть контактов принадлежит к типу химических синапсов: в них информация переносится через синаптическую щель с помощью особых химических веществ – *медиаторов*. Среди медиаторов наиболее широко известен ацетилхолин, который обнаружен во многих синапсах мозга, а также в других частях нервной системы и в *нервно-мышечных соединениях*, т.е. в контактах между нейронами и мышечными клетками.

Процесс передачи информации в химических синапсах начинается с прихода нервного импульса по аксону первого нейрона. Аксонные терминали содер-

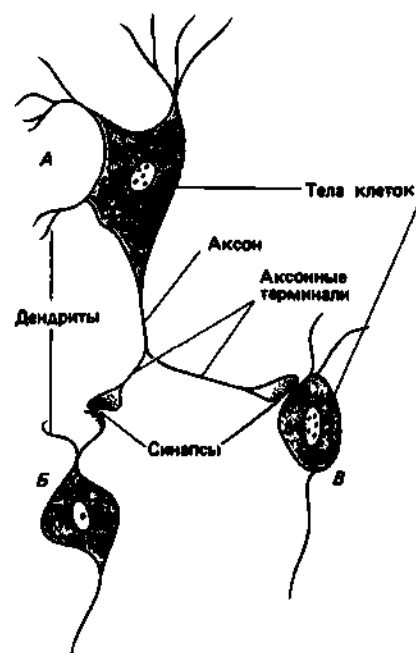


Рис. 23.10. Синаптические контакты между тремя нервными клетками. Две аксонные терминали нейрона А оканчиваются синапсами (черные точки): одна — на дендрите нейрона В, а другая — на теле нейрона В.

жат множество *синаптических пузырьков*, заполненных молекулами медиатора. Прибывающий импульс вызывает слияние мембран некоторых пузырьков с *пресинаптической* (т.е. расположенной перед синаптической щелью) мембраной. При этом пузырьки открываются и их содержимое выбрасывается в синаптическую щель (рис. 23.11). Преодолев просвет между клетками, моле-

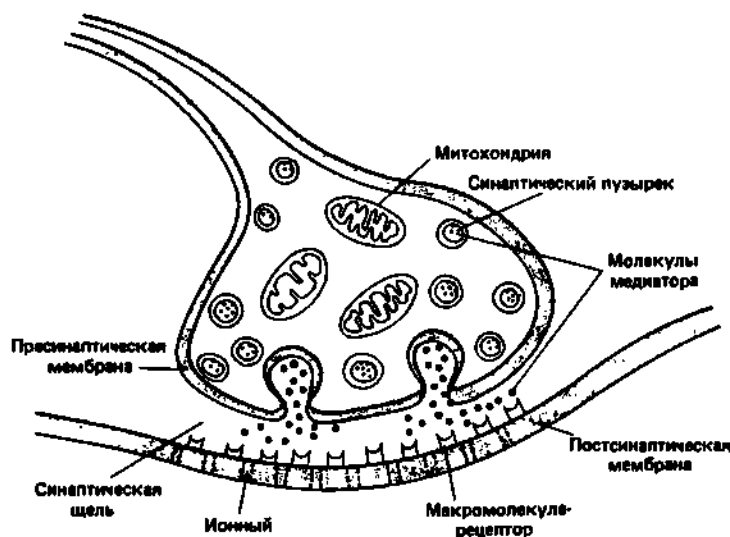


Рис. 23.11. Схематическое изображение ультраструктуры синапса.

кулы медиатора связываются с рецепторными макромолекулами, встроенными в *постсинаптическую* («позади синапса») мембрану принимающего сигнал нейрона. В результате этого открываются каналы, пронизывающие постсинаптическую мембрану, и она становится проницаемой для определенных ионов. Иногда проницаемость мембраны возрастает до такой степени, что мощный поток ионов через нее приводит к формированию нервного импульса и в самом постсинаптическом нейроне.

Оставшиеся в синаптической щели свободные молекулы медиатора либо очень быстро разрушаются специальными ферментами, либо поглощаются одним из нейронов. Без такого механизма инактивации постсинаптический нейрон продолжал бы разряжаться непрерывно, т.е. генерировал бы импульсы вплоть до полного истощения. Именно на этом основано действие некоторых инсектицидов и нейротропных (поражающих нервную систему) газов. Например, инсектицид вапона и распыляемый в садах севин подавляет действие фермента, который в норме разрушает ацетилхолин. В результате остающийся свободный медиатор продолжает стимулировать сокращения мышц (вспомним, что именно ацетилхолин служит передатчиком в нервно-мышечных соединениях), и насекомое погибает из-за непрекращающихся конвульсий. (Обращаться с подобными веществами следует очень аккуратно: они опасны также для людей и домашних животных, в организме которых ацетилхолин тоже служит медиатором.)

Структура химического синапса объясняет, почему в норме импульс движется по нейрону только в одном направлении. Синапс может передавать информацию только в одну сторону, потому что из двух образующих его нейронов только первый содержит пузырьки с молекулами медиатора и только второй имеет рецепторы для их связывания. Таким образом, информация может передаваться постсинаптической мембраной *только от синапса*, т.е. по дендриту к телу клетки, а пресинаптической мембраной — только к синапсу, т.е. по аксону от тела клетки.

Пока мы рассматривали работу только *возбуждающих синапсов*, в которых передатчик стимулирует постсинаптические дендриты. В *тормозных синапсах* связывание медиатора с рецепторами постсинаптической мембраны приводит к тому, что для генерации импульса в ней требуется стимул, превышающий обычный уровень. Иными словами, когда тормозный синапс активирован, пороговый стимул не вызывает ответа нейрона.

Аксон нейрона на конце разделяется на множество тонких веточек — терминалей (см. рис. 23.7 и 23.10), формирующих синапсы с другими клетками. С разными клетками нейроны образуют разное число синапсов; кроме того, с одними клетками он может быть связан возбуждающими синапсами, а с другими — тормозными. От суммарного эффекта возбуждающих и тормозных воздействий на дендриты нейрона зависит, будет ли клетка генерировать нервный импульс или нет. Такая сложная организация входов обеспечивает весьма тонкий контроль обработки информации и позволяет нервной системе по-разному отвечать на один и тот же стимул в различных ситуациях. Все мы знакомы с подобным непостоянством реакций: ночью в пустом доме любой шорох кажется гораздо громче и страшнее, если вы одни; и вам не так страшно, если рядом есть кто-то еще; на телефонный звонок мы реагируем совершенно по-разному в зависимости от того, какого звонка мы ждем.

Химические медиаторы. Помимо ацетилхолина, о котором мы уже упоминали, различные нейроны в мозгу синтезируют некоторые другие медиаторы. Среди них можно назвать *норадреналин* (*норэпинефрин*), очень схожий

с адреналином (эпинефрином), который тоже обнаруживается в периферической нервной системе. Такой же химической структурой обладают дофамин и серотонин, характерные только для головного мозга. Дофамин служит медиатором для небольшой группы нейронов, связанных исключительно с контролем мышечной активности. Болезнь Паркинсона, проявляющаяся в сериях неконтролируемых движений, иногда вызывается недостатком этого медиатора. Поэтому нередко при введении дофамина больные выздоравливают. Серотонин – медиатор, синтезируемый группой клеток, тела которых располагаются в стволе головного мозга, прямо над спинным мозгом. Считается, что серотонинергическая система играет важную роль в регуляции цикла сон – бодрствование и в формировании эмоциональных состояний.

Сравнительно недавно из различных областей мозга удалось выделить вещества, получившие название *эндорфины*. Эти вещества подавляют чувство боли. Их роль в организме пока еще не вполне ясна, но интересно отметить, что по химической структуре они сходны с морфином. Наличием в центральной нервной системе рецепторов эндорфинов можно объяснить высокую чувствительность мозга к морфину, опиуму и родственными им веществам.

Наркотические вещества и нейроны. Хорошо известно, что многие химические соединения оказывают воздействие на нервную систему, но мы пока еще очень мало знаем о механизмах такого воздействия.

Опиум, получаемый из семенных коробочек мака, использовался как наркотическое средство еще в древней Греции не только потому, что как болеутоляющее средство он не знает себе равных, но и из-за вызываемого им состояния эйфории. В США опиаты (опиум и родственные ему соединения) применяли еще во времена Гражданской войны – именно с тех пор и по наши дни наркомания стала социальной проблемой. На поиски опиатов, не вызывающих привыкания, было нацелено множество исследований, но все известные на сегодняшний день производные опиума: морфин, демерол, метадон, кодеин и героин – обладают тем же общим недостатком – у большинства принимающих их людей развивается болезненное привыкание к ним. Опиаты связываются с рецепторами postsинаптических мембран в головном мозгу и тем самым блокируют действие нейромедиаторов. Это исключает проведение нервных импульсов в системе, которая в норме «оповещает» мозг о боли в какой-либо части тела. (Отметим, что боль – это полезная биологическая реакция. Боль свидетельствует о том, что организм может подвергнуться какому-то вредному воздействию, например ему угрожает ожог или порез, и мозг отдает команду избежать повреждающего агента – отдернуть руку.)

Все наркотические вещества, такие, как ЛСД, псилоцибин, мескалин, йохимбин и барбитураты, воздействуют на синапсы мозга. Некоторые из них вызывают галлюцинации, причем механизм их галлюциногенного действия пока еще не ясен. Механизм действия амфетаминов (бензадрин, декседрин) более понятен. Подобно севину и другим инсектицидам, они ингибируют ферменты, в норме разрушающие молекулы медиаторов в синаптической щели, и синапсы работают значительно дольше, чем при обычной синаптической передаче. Как и в случае с инсектицидами, большие дозы этих веществ смертельно опасны.

Алкоголь не влияет на синаптическую передачу, и механизм его прямого воздействия на нервную систему пока не ясен. Однако алкоголь существенно увеличивает скорость гибели нейронов – примерно до 33000 на каждые 100 г выпитого алкоголя. Возможно, в этом и кроется причина резкой умственной деградации некоторых алкоголиков.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА ПОЗВОНОЧНЫХ

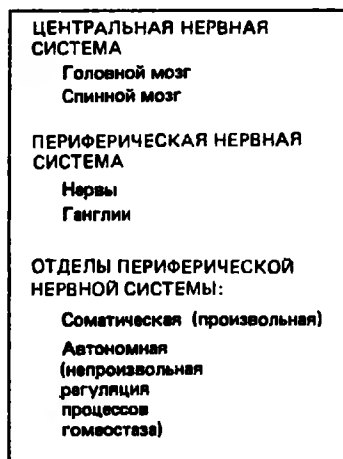


Рис. 23.12. Основные отделы нервной системы позвоночных.

Структурные отделы нервной системы

Нервную систему позвоночных можно подразделить на центральную и периферическую (рис. 23.12). К *центральной нервной системе* (ЦНС) относятся головной и спинной мозг. Она включает нейроны, целиком лежащие в ЦНС, и тела клеток, посылающих свои отростки на периферию. Все остальные части нервной системы, не относящиеся к ЦНС, составляют *периферическую нервную систему*. Она включает *нервы* (т.е. пучки аксонов, окруженные соединительнотканной оболочкой) и *периферические ганглии* — группы тел нейронов, лежащих вне ЦНС.

В свою очередь периферическая нервная система может быть подразделена на два отдела, каждый из которых выполняет различные функции в зависимости от того, с какими эффекторами они связаны. *Соматическая нервная система* контролирует работу скелетных мышц (например, мышц, с помощью которых мы улыбаемся, бегаем, поем или рисуем); считается, что эти мышцы находятся под произвольным контролем. Автономная нервная система¹ управляет мышцами и железами, функция которых обычно не поддается волевому контролю (например, мускулатура стенки пищеварительного тракта и стенок кровеносных сосудов).

Вегетативная нервная система. Имеющаяся у всех позвоночных животных вегетативная нервная система представляет собой систему нервов, пронизывающих все тело и контролирующих работу внутренних органов (рис. 23.12). Эта система регулирует частоту и интенсивность сокращений сердца, сокращение мышц стенок кровеносных сосудов, пищеварительного тракта, мочевыводящих и половых путей. Железы, секретирующие слюнь, слезы и пищеварительные ферменты, также подчинены вегетативной нервной системе.

Вегетативная нервная система представляет собой совокупность двух систем: симпатической и парасимпатической, каждая из которых обладает собственными функциями. Действие *симпатической системы* проявляется

¹ В отечественной литературе чаще используется термин «вегетативная нервная система». — Прим. перев.

главным образом в стрессовых ситуациях: она инициирует так называемый «старт-рефлекс». Эта реакция включает повышение кровяного давления, увеличение частоты сокращений сердца, увеличение притока крови к мышцам и коже и отток крови от пищеварительной системы и почек. Такие изменения обеспечивают необходимое снабжение кислородом работающих мышц, а увеличение кровотока через сосуды кожи позволяет рассеивать тепло, выделяющееся при усилении мышечной активности. *Парасимпатическая система* выступает в качестве противовеса: она стимулирует противоположно направленные изменения в организме. Когда господствующими оказываются парасимпатические влияния, ускоряются процессы пищеварения и выделения.

Вегетативная нервная система может функционировать непроизвольно, но ее тем не менее нельзя считать полностью независимой от тех частей ЦНС, которые находятся под контролем сознания. Например, можно, хотя и не надолго, задержать выведение мочи из мочевого пузыря. Можно также обучить животное или человека произвольно изменять частоту сокращений сердца, давление крови и пищеварительные рефлексy. Однако любые подобные изменения, представляющие опасность для жизни, очень быстро вызывают нарушение гомеостаза тканей мозга, что приводит к потере сознания. Когда же это происходит, вегетативная система вновь обретает временно утраченную власть и восстанавливает нормальное функционирование организма.

Головной мозг. Головной и спинной мозг вместе образуют ЦНС, где происходит обработка информации, поступающей от органов чувств, принятие решений и откуда поступают команды к железам и мышцам. Хотя в настоящее время большинство ученых считает, что работу мозга можно объяснить, исходя из взаимодействия нейронов, мы еще очень мало знаем о нейронных механизмах, лежащих в основе сновидений, мышления, эмоций и других про-

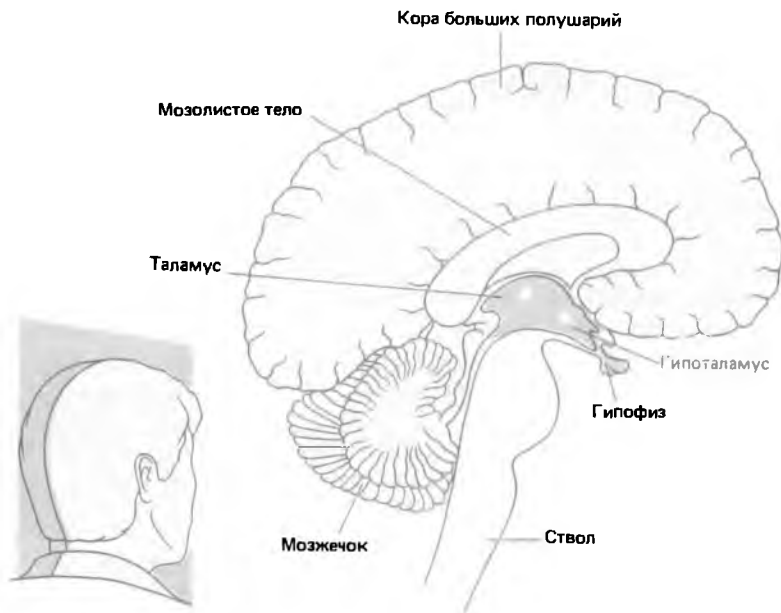


Рис. 23.13. Разрез головного мозга человека, на котором видны основные структуры, упоминаемые в тексте.

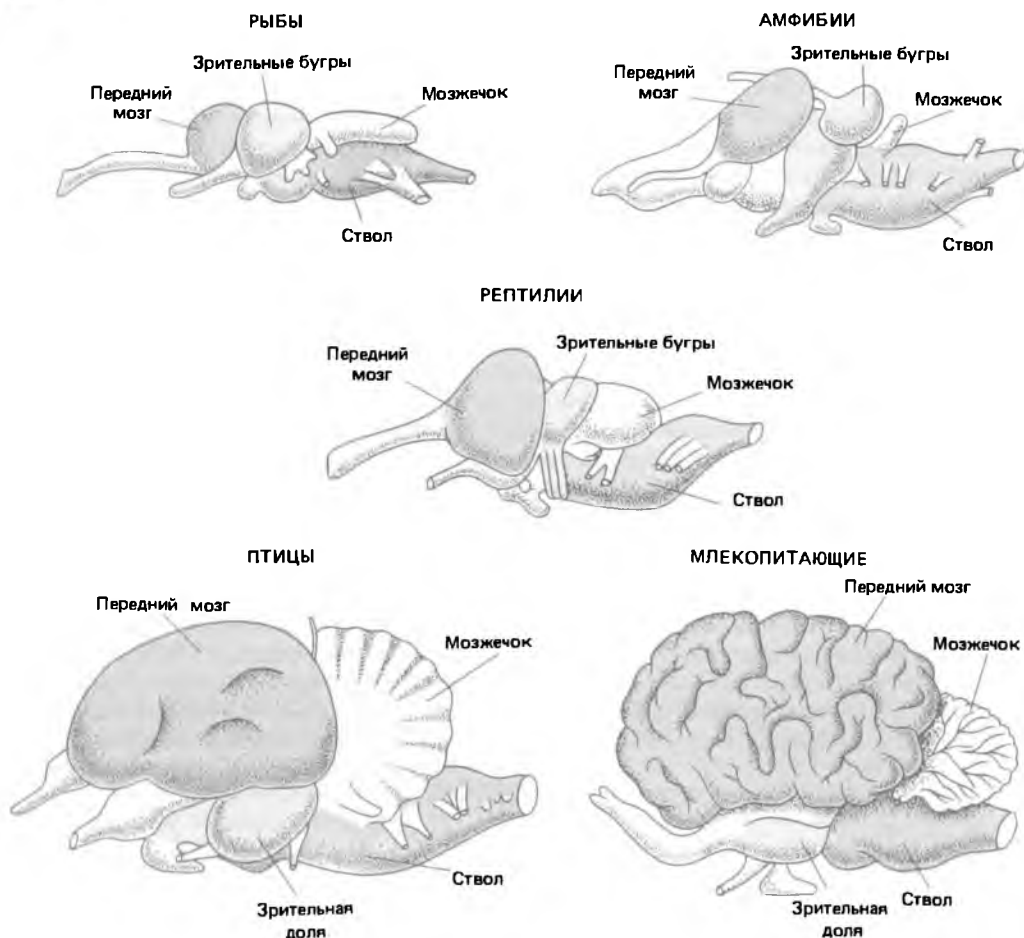


Рис. 23.14. Сравнение размеров основных отделов головного мозга у представителей разных групп позвоночных животных (вид сбоку). (Зрительная доля представляет собой область, связанную с восприятием света.) Обратите вни-

мание на постепенное увеличение переднего мозга и мозжечка в ряду от рыб до птиц и млекопитающих. Передний конец мозга обращен влево.

явлений деятельности этого замечательного органа. Мозг человека остается одним из последних бастионов виталистов – ученых, утверждающих, что для объяснения жизни недостаточно только атомистики и биохимических понятий.

Одна из причин, крайне осложняющих изучение мозга, состоит в том, что все его части находятся в постоянном взаимодействии. В самом деле, уже не вызывает сомнения, что огромная сложность функций мозга обусловлена связями между различными его отделами.

Мозг подразделяется на три основных четко обособленных друг от друга отдела: *передний мозг* (включающий и кору больших полушарий), *мозжечок*, регулирующий произвольную координацию мышечной активности и сохранение равновесия тела, и *продолговатый мозг*, контролирующий такие гомеостатические функции, как сокращение сердца и дыхание (рис. 23.13).

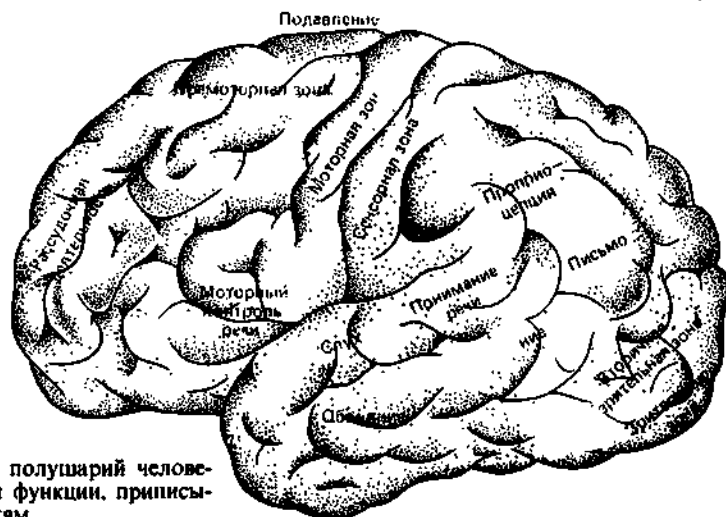


Рис. 23.15. Кора больших полушарий человека, на которой обозначены функции, приписываемые отдельным областям.

С эволюционной точки зрения *кора* является самой «молодой» структурой головного мозга. Она отсутствует у рыб и амфибий и достигает наибольшей сложности у приматов, в особенности у человека (рис. 23.14). Поэтому кора относится к наиболее хорошо изученным областям человеческого мозга. Вводя в кору электроды и изучая нарушения функций при поражениях отдельных участков мозга (вызванных болезнями и несчастными случаями), ученые установили, что определенные области коры ответственны за определенные функции (рис. 23.15). Например, предъявление звуковых или световых стимулов вызывает импульсную активность соответственно в слуховой или зрительной областях коры. Существуют области, контролирующие двигательную активность (произвольные движения). Повреждение области моторного контроля речи приводит к различным нарушениям речи. Наиболее загадочны «молчащие» области коры, которые не удается связать с какой-либо определенной функцией. Возможно, они связаны с памятью или научением, но эта гипотеза требует самой серьезной проверки. Соотношение молчащих и активных областей коры особенно велико у человека; не исключено, что именно благодаря этим областям мозг человека столь уникален.

Глубокая продольная борозда тянется по средней линии мозга спереди назад и разделяет его на правое и левое полушария. Ниже борозды располагается *мозолистое тело*, образованное аксонами нейронов, связывающих между собой кору противоположных полушарий (см. рис. 23.13). Функция мозолистого тела состоит в том, чтобы «сообщать» правому полушарию то, что делает левое и наоборот. Результаты исследований, проведенных на больных, у которых при лечении эпилепсии эта комиссура была рассечена, показали, что обе половины коры могут функционировать как два самостоятельных мозга. Когда такого больного просят выполнить задание, пользуясь левой рукой и левым глазом, находящимися под контролем правого полушария (зрительные нервы перекрещиваются еще на уровне ствола мозга), они иногда воспринимают это задание как совершенно новое, хотя правые глаз и рука, а значит, и левое полушарие уже вполне освоили его. Но это еще не все: функции противоположных полушарий полностью не совпадают. Левая половина

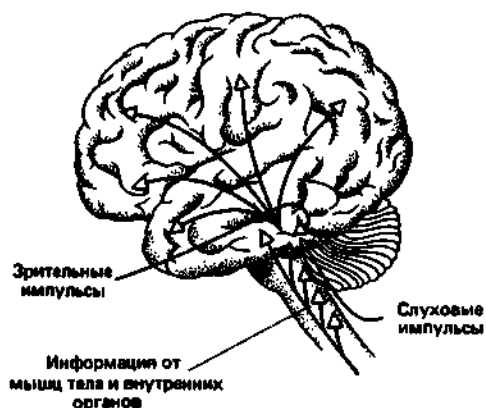


Рис. 23.16. Проводящие пути, проходящие через ретикулярную формацию мозга человека (цветные стрелки).

коры обычно доминирует и, по-видимому, контролирует речь, письмо и математические способности. Бывает, что человек способен хорошо выполнить задание, адресованное правой половине мозга, но не может ни рассказать о нем, ни описать его, а левое полушарие обучается и выполнять задание, и давать словесный отчет о происходящем. Не исключено, что правая половина коры связана с выражением эмоций: если эта часть мозга повреждена, внешние проявления эмоций зачастую отсутствуют. Вообще определить способности правого полушария довольно трудно, так как его речевые возможности крайне ограничены.

Ретикулярная формация располагается в стволе мозга (рис. 23.16). Она фильтрует информацию, поступающую от различных органов чувств, и определяет общий уровень возбуждения мозга, а также чувствительность разных сенсорных входов. С избирательной чувствительностью мы сталкиваемся в повседневной жизни. Мы можем проснуться, услышав звонок будильника, но нам не мешает спать превосходящий по громкости шум радио или проходящего поезда. Часто человек не обращает внимания на беседу соседей, пока не услышит свое имя, тогда он настораживается и начинает прислушиваться к разговору.

Другим важным отделом мозга является гипоталамус, ответственный за взаимодействие нервной и эндокринной систем; его функции мы обсудим в разделе 23.4.

Память

Мы все еще очень мало знаем о двух наиболее сложных функциях мозга: о памяти и обучении. Что такое память? Как мозг хранит информацию? На протяжении многих лет ученые разрушали различные отделы мозга обученных животных, пытаясь понять, где локализована память. Они пришли к выводу, что память помещается везде и нигде.

Принято делить память на два вида: долговременную и кратковременную. Конспектируя лекцию, мы полагаемся на кратковременную память и забываем слова лектора, как только успеваем их записать. Если же информация должна запомниться на длительное время, она должна быть переведена в долговременную память, где и сохраняется главным образом на уровне подсознания в течение всей жизни. Многие годы ученые полагали, что в долговременной памяти информация фиксируется на молекулах РНК и белков, так

как при формировании долговременной памяти повышается интенсивность синтеза этих молекул, а вещества, блокирующие синтез РНК нарушают процессы запоминания. Но эти эксперименты не очень убедительны, потому что синтез белка и РНК в клетке связан с самыми разными сторонами ее деятельности. Быть может, вам доводилось слышать об опытах, в которых обученными плоскими червями планариями кормили необученных червей, и эти необученные черви усваивали информацию, накопленную своими жертвами, т.е. научались просто благодаря полученной пище. В наши дни, когда поведенческие тесты значительно усложнились, большинство ученых относится к этим данным весьма скептически. В результате сегодня мы знаем о памяти так же мало, как и сто лет назад. Достаточно правдоподобна гипотеза о том, что информация хранится в форме электрических импульсов, непрерывно циркулирующих по миллиардам нейронных цепей мозга.

На протяжении всей жизни в мозгу позвоночных животных идет процесс разрушения старых синапсов и образования новых. Именно поэтому мышление и поведение человека все время сохраняют гибкость, хотя молодой мозг перестраивается все-таки легче, чем старый. В нервной системе человека ежедневно погибает около 10 000 нейронов, которые ничем не заменяются (деление нервных клеток прекращается в раннем детстве). Однако это не приводит к полному расстройству функций мозга в тридцатилетнем возрасте; если вам посчастливится дожить до 100 лет, меньше чем 0,5% ваших нейронов погибнет к этому времени от естественных причин.

Сон

Среди загадочных функций нервной системы немаловажное место занимает сон. Спят почти все млекопитающие и птицы, хотя многие из них расслабляются при этом в гораздо меньшей степени, чем мы, и сохраняют во сне вертикальное положение. У рептилий, земноводных и рыб тоже бывают периоды резкого снижения реактивности. Сон, вне всякого сомнения, связан с другим загадочным циклом – с суточными периодическими колебаниями активности, характерными для всех животных и растений, известными под названием *циркадианные ритмы* (см. «Очерк» в конце этой главы).

Несмотря на значительный прогресс, достигнутый в биологических науках за последние 50 лет, ученые все еще могут только догадываться, почему мы вынуждены спать каждую ночь или отчего сон так существенно влияет на наше настроение, реактивность и эмоциональную уравновешенность. Вопрос осложняется еще больше тем обстоятельством, что продолжительность сна, необходимая каждому человеку, заметно различается. Люди и морские свинки с некоторыми повреждениями мозга годами обходятся без сна; следовательно, сон не так уж необходим для выживания. Спящее животное оказывается во власти хищников, так что с эволюционной точки зрения сон, казалось бы, приобретение невыгодное. Какие же преимущества дает сон? Благодаря чему это явление сохранилось в ходе эволюции? Ответов пока нет.

В настоящее время мы можем только описывать физиологические изменения, происходящие в организме спящего животного. Уменьшается частота сердечных сокращений, падает артериальное давление, дыхание становится менее глубоким, несколько снижается температура тела. Однако температура больших пальцев ног повышается примерно на 5°C, в связи с чем исследователи используют это изменение как надежный показатель того, что испытуемый заснул.



Рис. 23.17. Далеко не все животные могут расслабляться во сне так же, как мы с вами. А. Коала приходится во сне цепляться за ветку дерева.

иначе он упадет на землю. Б. Фламинго спят стоя, хотя и прячут голову под крыло.

Наиболее яркие изменения во время сна наблюдаются в электрической активности головного мозга. Колебания электрической активности мозга могут быть обнаружены при помощи электродов, приклеенных к коже головы. В электроэнцефалограмме спящего человека можно выделить четыре основные фазы (рис. 23.18). Наиболее интересная фаза – *парадоксальный сон*, или фаза *быстрых движений глаз* (БДГ), повторяющаяся каждые 80–120 мин.

В течение фазы БДГ биоэлектрическая активность мозга человека чрезвычайно напоминает активность во время бодрствования, хотя мышцы спящего максимально расслаблены, а разбудить его намного сложнее, чем в любое другое время. Испытуемые, разбуженные в фазе БДГ почти всегда могут вспомнить виденные сны, хотя сновидения бывают связаны и с другими фазами. По-видимому, эта фаза наиболее важна для поддержания нормального состояния психики; люди, лишенные фазы БДГ, чувствовали сильную усталость и компенсировали ее дефицит за счет ее удлинения в последующие ночи.

Концентрации различных медиаторов в бодрствующем и спящем мозге во время разных фаз различаются. Например, концентрация ацетилхолина выше в мозгу бодрствующего человека, а концентрация серотонина, наоборот, уве-



Рис. 23.18. Отрезки электроэнцефалограммы, демонстрирующие активность мозга во время бодрствования и в разные фазы сна. Каждый отрезок соответствует 20 с регистрации.

личивается у спящих. Однако выделить в таких ситуациях причину и следствие далеко не так просто. Возможно, что увеличение содержания серотонина вызывает сон. Вместе с тем рост концентрации серотонина во сне может быть связан с тем, что продуцирующие его нейроны в это время наиболее активны.

Есть основания полагать, что сон позволяет мозгу восстановить истощенные за день запасы химических веществ, а также обработать информацию, уже накопленную в нервной системе. Непонятно только, почему и как это происходит...

23.3. Мышцы как эффекторные системы

Мышцы и железы являются эффекторами, т.е. органами, которые что-либо «делают». Мышечная ткань подобна нервной в том, что мембраны мышечных клеток могут после стимуляции проводить электрические импульсы в соответствии с законом «все или ничего». Кроме того, в результате возбуждения мембраны мышечные клетки способны сокращаться; при сокращении изменяется форма мышечной клетки, что обеспечивается наличием в ней специализированных белков.

Мышечную ткань позвоночных можно подразделить на три основных типа: *сердечную мышцу*, образующую стенки сердца; *гладкую мускулатуру*, располагающуюся в стенках многих внутренних органов, в том числе в пищеварительном тракте, кровеносных сосудах, матке, влагалище и мочевом пузыре; к третьему типу относится *скелетная*, или *поперечно-полосатая*, мускулатура,

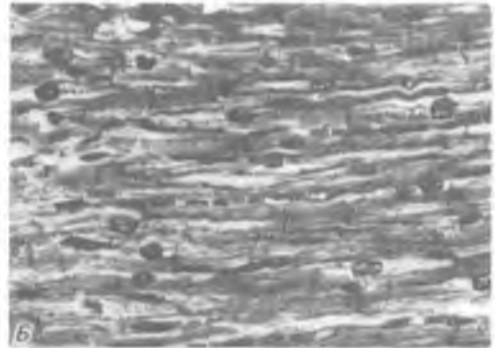
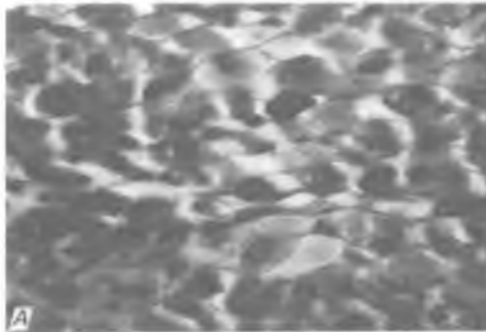
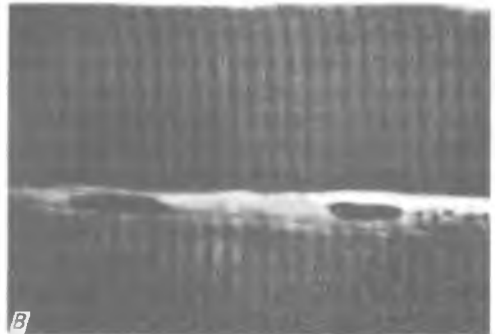


Рис. 23.19. Три типа мышц позвоночных животных. *А.* Гладкая мускулатура стенки кишечника. Межклеточное вещество образует сеть темных линий. *Б.* Сердечная мышца; видна поперечная исчерченность клеток. Черные овалы – ядра. *В.* Поперечно-полосатая (скелетная) мышца ноги. Особенность скелетной мускулатуры состоит в том, что множество отдельных клеток, сливаясь, образуют единое волокно; ядра клеток (крупные продолговатые темные тела) оттесняются на периферию волокна. На этой фотографии видны два ядра между двумя волокнами. (*А, В* – Biophoto Associates; *Б* – Carolina Biol. Supply Company.)



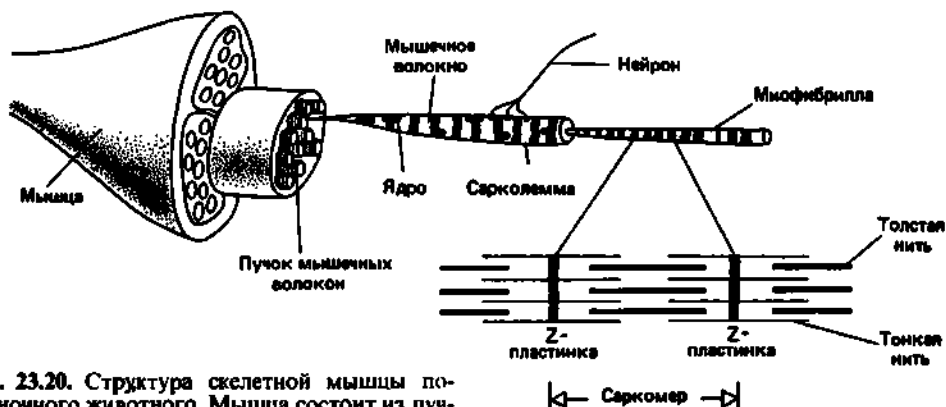


Рис. 23.20. Структура скелетной мышцы позвоночного животного. Мышца состоит из пучков волокон.

приводящая в движение кости скелета и меняющая таким образом положение тела или его частей (рис. 23.19). Как правило, только скелетная мускулатура подчиняется контролю сознания.

Сердечная мышца и гладкие мышцы образованы отдельными мышечными клетками. Особенность поперечно-полосатой мускулатуры состоит в том, что составляющие ее клетки еще в эмбриогенезе сливаются, образуя мышечные волокна, заключающие ядра и цитоплазму многих клеток внутри общей мембраны.

Сокращение мышцы. Этот процесс наиболее подробно изучен на модели поперечно-полосатых волокон, хотя ясно, что механизм сокращения всех мышц примерно одинаков. Пучки поперечно-полосатых мышечных волокон формируют все известные нам мышцы (например, двуглавую мышцу плеча или ягодичную мышцу) (рис. 23.20). С помощью светового микроскопа видна поперечная исчерченность волокон, свидетельствующая о периодичности их внутренней структуры (рис. 23.19). Такая структура образована нитями (миофиламентами) сократительных белков и мембранами, к которым они прикреплены. Основная единица мышечного волокна — участок, заключенный между двумя соседними Z-пластинками (рис. 23.21). Тонкие нити состоят главным образом из белка *актина*, а толстые нити — из *миозина*. При сокращении мышцы «головки», выступающие из молекул миозина, прикрепляются к активным нитям и начинают вращаться, обеспечивая движение толстых и тонких нитей друг относительно друга (в целом это очень напоминает работу домкрата, которым приподнимают автомобиль при замене колеса). Такое движение приводит к сближению соседних Z-пластинок, в результате чего вся мышца укорачивается (рис. 23.22).

Для сокращения мышцы требуется энергия в форме АТФ, которая затрачивается на вращение миозиновых головок. Исследователей долго удивлял тот факт, что энергия необходима не только для сокращения, но и для расслабления мышцы, тогда как можно было бы ожидать, что один процесс окажется активным, а другой — пассивным. Поспешность такого заключения наглядно демонстрирует феномен трупного окоченения. После смерти с истощением резерва АТФ в организме мышцы утрачивают способность и сокращаться, и расслабляться. Они оказываются зафиксированными в том состоянии, которое имели в момент, когда запасы АТФ иссякли. Для расслабления мышцы АТФ необходим потому, что миозиновые головки не могут оторваться от ни-

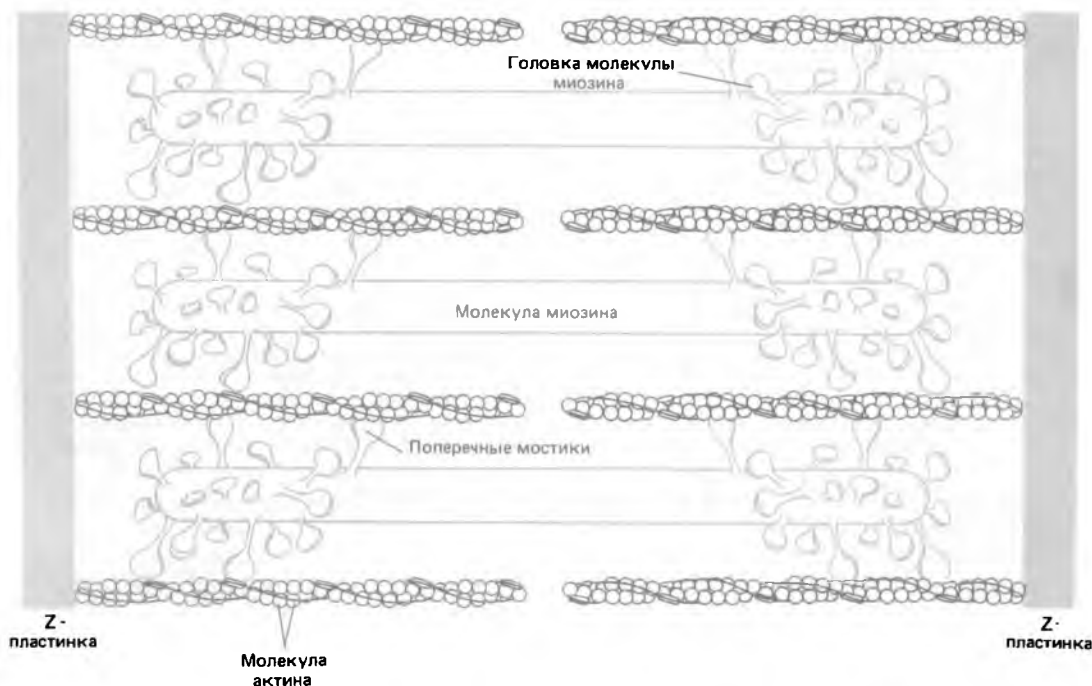


Рис. 23.21. Молекулярная структура миофибриллы с тонкими и толстыми нитями сократительных белков, расположенными между двумя Z-пластинками.

тей актина, пока их не освободят новые молекулы АТФ, связывающиеся с миозином.

Помимо АТФ для сокращения мышцы требуются ионы кальция, которые связываются с тонкими нитями. Концентрация кальция в волокне возрастает при сокращении мышцы и снижается при расслаблении.

Регуляция мышечного сокращения. В норме сокращение скелетной мышцы начинается после того, как на нервно-мышечное соединение (концевую пластинку) поступает нервный импульс. Ацетилхолин, высвобождающийся из терминали аксона, связывается с рецепторами мембраны мышечного волокна и возбуждает ее; возникающий при этом электрический импульс распространяется по мембране. В результате мембраны кальциевых резервуаров в волокне начинают «выпускать» ионы кальция, которые связываются с тонкими миофиламентами. (До тех пор пока такое связывание не произойдет, сокращение невозможно.) После этого миозиновые головки, связанные с молекулами АТФ, могут образовать мостики, соединяющие миозин с тонкими нитями (см. рис. 23.21). Затем, используя энергию АТФ, миозиновые головки начинают вращаться, приводя к сокращению волокна. Белки, встроенные в мембраны кальциевых резервуаров, постоянно закачивают кальций обратно. Если на концевую пластинку не поступит следующий нервный импульс и не вызовет высвобождение новой порции ионов кальция, их концентрация в волокне вскоре снизится настолько, что сокращение станет невозможным и мышца расслабится.

Одиночный нервный импульс, поступающий на концевую пластинку, вызывает быстрое сокращение мышцы, за которым сразу следует расслабление.

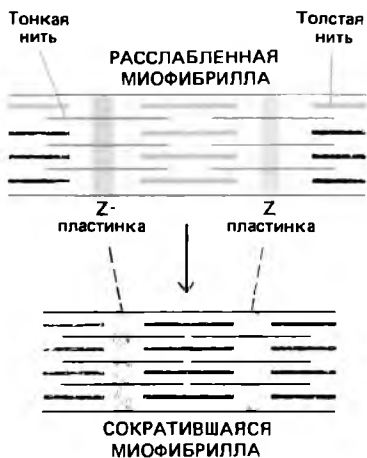


Рис. 23.22. Теория скользящих нитей, объясняющая сокращение мышцы. Толстые и тонкие нити скользят вдоль друг друга, что приводит к уменьшению расстояния между соседними Z-пластинками. Таким образом, при сокращении мышцы волокно в целом укорачивается, тогда как длина нитей остается неизменной.

Плавное, продолжительное сокращение мышц, благодаря которому вы можете без риска пронести через комнату чашку с кофе, обеспечивается непрерывными потоками нервных импульсов от мозга к концевым пластинкам. Поскольку каждое единичное сокращение начинается раньше, чем наступает расслабление после предыдущего, мышца остается напряженной (рис. 23.23).

Для того чтобы нести поднос с полными тарелками, приходится прилагать большие усилия, чем в случае, когда у вас в руках просто чашка с кофе. Но если мышечное сокращение подчиняется закону «все или ничего», каким же образом регулируется его сила? Дело тут в числе волокон мышцы, активных в каждый данный момент времени. Если требуется сокращение небольшой силы, то лишь немногие волокна получают стимулы от связанных с ними нейронов; для увеличения мощности в дополнение к уже задействованным активируются новые волокна.

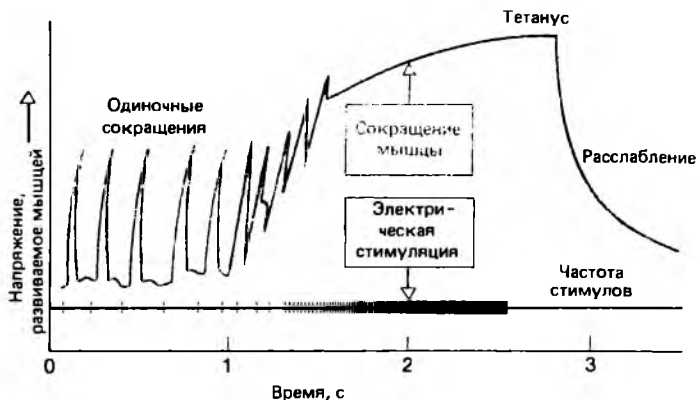


Рис. 23.23. Сокращения скелетной мышцы. Сокращение мышцы происходит в ответ на все более возрастающую частоту стимулов, воздействующих на нерв, иннервирующий эту мышцу. Слева. Время между последующими стимулами еще достаточно велико, поэтому мышца успевает сократиться и расслабиться в ответ на

каждый из них (отдельные сокращения). При возрастании частоты стимулов мышца уже не успевает расслабляться в интервалах между ними, и сокращения сливаются в мощный тетанус. После прекращения стимуляции мышца расслабляется.

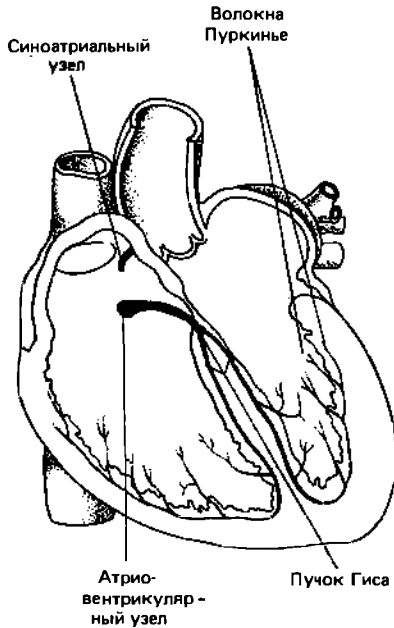


Рис. 23.24. Проводящая система сердца человека (выделена цветом). Электрическая активность синоатриального узла (пейсмекера) инициирует каждый цикл сокращений. Эта активность распространяется по сердечной мышце через атриовентрикулярный узел, пучок Гиса и волокна Пуркинье так, что все части сердца стимулируются и сокращаются в нужные моменты времени.

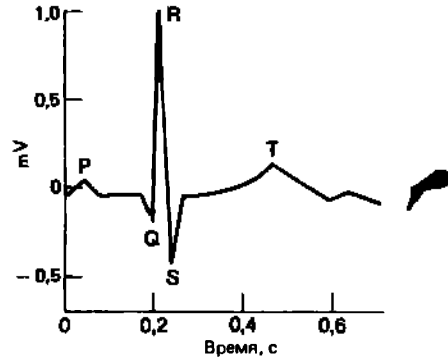


Рис. 23.25. Отрезок электрокардиограммы (ЭКГ). Волны электрической активности, распространяющиеся по сердечной мышце и контролирующие ее сокращение, могут быть обнаружены при помощи электродов, укрепленных на коже. По виду ЭКГ можно делать выводы о нарушении нормальной работы сердца (зубец Р отражает электрическую активность предсердий, а зубцы Q, R, S и Т – активность желудочков).

При длительной стимуляции с большой частотой мышца может израсходовать весь запас АТФ и утомиться, т.е. прийти в такое состояние, когда она уже не может больше сокращаться, не восстановив прежнего уровня содержания АТФ. Это вызывает всем известное чувство «слабости в коленках», возникающее после работы «до изнеможения», – кажется, что мышцы отказываются служить нам. Подобные явления характерны только для скелетных мышц; гладкая и сердечная мускулатура, к счастью, не знают усталости.

Сердечная мышца обладает еще одной интересной особенностью: она не нуждается в нервной стимуляции, так как способна генерировать собственную электрическую активность. Изолированное сердце и даже изолированная клетка сердечной мышцы будут ритмически сокращаться сами по себе. В нормальном сердце ритм сокращений задается пейсмекером (водителем ритма) – синоатриальным узлом, который сокращается быстрее, чем любой другой участок сердца (рис. 23.24). Электрическая активность, генерируемая пейсмекером, распространяется по всему сердцу при помощи специализированных клеток сердечной мышцы таким образом, что все части сердца плавно сокращаются в нужной последовательности. Если устранить контроль со стороны пейсмекера, то миллионы клеток сердца начинают сокращаться каждая

в своем ритме и в результате хаотические сокращения сердца оказываются неэффективными.

У нормального здорового животного сокращения сердца находятся под контролем как нервной, так и эндокринной систем. Волокна вегетативной нервной системы могут менять ритм сокращений. Симпатическая стимуляция увеличивает, а парасимпатическая уменьшает частоту сокращений сердечной мышцы. Однако экспериментально удалось выяснить, что эти нервы не являются необходимыми для нормальной работы сердца: собаки, у которых они были перерезаны, нормально себя чувствовали, и их сердца даже выдерживали различные нагрузки. Получается, что иннервация сердца, подобно тонкой подстройке в радиоприемниках, обеспечивает тщательную регулировку системы, и без того способной нормально функционировать. Гормон надпочечников адреналин, выделяемый в стрессовых ситуациях и во время энергичной деятельности, также вызывает учащение сокращений сердца.

23.4. Железы как эффекторные органы

Секрет слюнных, слезных и многих других желез проходит (часто по специальным протокам) очень короткий путь от места образования до места действия. В отличие от этого *гормоны*, синтезирующиеся в лишенных протоков *эндокринных железах* (рис. 23.26), разносятся с током крови часто в самые отдаленные уголки организма.

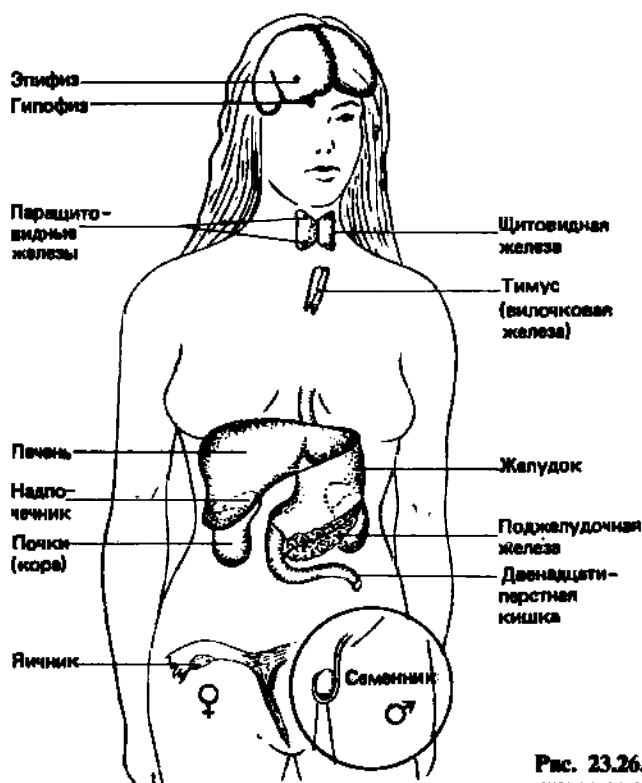


Рис. 23.26. Расположение основных эндокринных желез в теле человека.

Гормональная регуляция различных процессов в организме служит дополнением к нервной. Вообще говоря, нервные импульсы вызывают ответы значительно быстрее, чем гормоны, но эндокринные влияния более длительны и всеобъемлющи.

Гормоны позволяют организму реагировать на изменения внешней и внутренней среды. За примерами реакций на внутриорганизменные изменения обратимся к табл. 23.1, в которой приведены некоторые гормоны, регулирующие постоянство состава жидких сред организма. Для того чтобы подобные гомеостатические механизмы функционировали нормально, гормоны должны поступать в кровь только тогда, когда в них возникает необходимость. Секретция таких гормонов регулируется по принципу *отрицательной обратной связи*, т. е. является процессом, который автоматически ограничивает собственное развитие.

Таблица 23.1. Некоторые гормоны позвоночных животных, места их синтеза и действия

Гормон	Место синтеза ¹⁾	Стимулирует
Тироксин	Щитовидная железа	Рост и метаболизм
Кальцитонин	Щитовидная железа	Снижение концентрации кальция в крови в результате связывания его в костях
Паратгормон	Паращитовидная железа	Увеличение концентрации кальция в крови в результате высвобождения его из костей
Инсулин	Поджелудочная железа	Снижение концентрации сахара в крови в результате поглощения его другими клетками
Глюкагон	Поджелудочная железа	Повышение концентрации сахара в крови в результате поступления его из печени
Адреналин (эпинефрин)	Мозговое вещество надпочечников	Расширение некоторых кровеносных сосудов; повышение артериального давления; повышение концентрации сахара в крови

¹⁾ Расположение некоторых желез указано на рис. 23.26.

Примером системы с отрицательной обратной связью может служить термостат, поддерживающий постоянную температуру в домах. На снижение температуры эта система отвечает включением обогрева. Когда температура поднимается до заданного уровня, обогрев отключается. Аналогично этому возрастание содержания ионов кальция в крови вызывает секрецию *щитовидной железой* гормона *кальцитонина*. Под влиянием кальцитонина клетки в костях начинают поглощать кальций и его концентрация в крови снижается. В свою очередь снижение концентрации кальция в крови вызывает прекращение секреции кальцитонина, в результате чего концентрация ионов кальция вновь возрастает (рис. 23.27). Такая петля обратной связи – всего лишь одна из многих регуляторных систем, с помощью которых гормоны обеспечивают гомеостаз.

Но секреция гормонов может происходить и в ответ на изменения во внешней среде. Многие животные, например, маскируются, изменяя свою окраску в зависимости от фона. Этот процесс связан с изменением размеров *хроматофоров* – клеток кожи, содержащих различные пигменты; в результате меняется цвет и характер окраски всего животного. У некоторых рыб, амфибий и рептилий характер световых стимулов, достигающих сетчатки, контролирует выброс гипофизом меланоцитстимулирующего гормона, а этот гор-

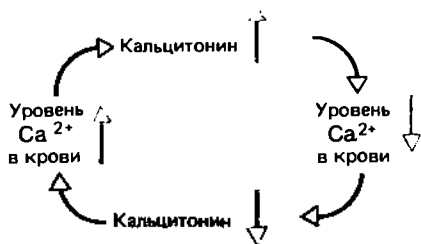


Рис. 23.27. Схема контроля концентрации кальция в крови по принципу отрицательной обратной связи.

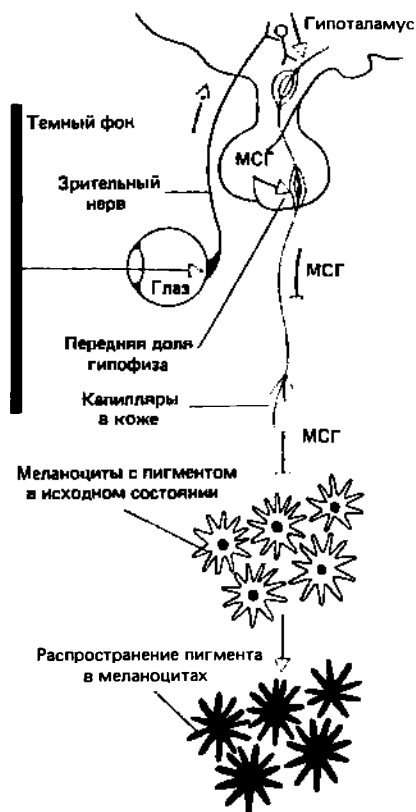


Рис. 23.28. Изменение цвета кожи у лягушки. Глаза воспринимают темный фон, на котором находится животное. В ответ мозг посылает сигналы в гипофиз, в котором образуется меланоцитстимулирующий гормон (МСГ), вызывающий распространение пигмента в меланоцитах; в результате кожа темнеет. Стрелками обозначен путь передачи информации.

мон в свою очередь вызывает изменение размеров хроматофоров (рис. 23.28).

Каким же образом органы чувств, реагирующие на изменения внешней среды, связаны с железами внутренней секреции, например с гипофизом? Как и следовало ожидать, в качестве посредника в данном случае выступает нервная система, собирающая информацию от органов чувств и передающая ее в жизненно важную область мозга – гипоталамус (см. рис. 23.13). Группы клеток гипоталамуса обуславливают ответы на такие ощущения, как боль, удовольствие, чувство голода или жажды и сексуальную потребность. Гипоталамус связан с другими участками нервной системы, а также с гипофизом – важнейшей эндокринной железой, в которой синтезируется множество гормонов. Каждый из гипофизарных гормонов вызывает изменения в деятельности одного или нескольких органов (табл. 23.2).

Наиболее ярко взаимодействия между нервной и эндокринной системами могут быть проиллюстрированы на примере репродуктивной функции. Рассмотрим изменения, происходящие в организме жабы в сезон размножения. Глаза жабы воспринимают свет и передают эту информацию в мозг, который определяет, что продолжительность светового дня увеличивается. Гипоталамус направляет в гипофиз соответствующие рилизинг-факторы, и гипофиз начинает выделять в кровь различные гормоны, включая фолликулостимулирующий и лютеинизирующий. Когда семенники и яичники «обнаруживают» их присутствие в крови, они начинают увеличиваться в размерах, продуциро-

Таблица 23.2. Некоторые гормоны гипофиза и их действие

Гормон	Стимулирует
Окситоцин	Сокращение матки и синтез молока
Вазопрессин (антидиуретический гормон)	Уменьшение количества выводимой с мочой воды
Адренотропный гормон	Секрецию надпочечниками кортикостероидных гормонов
Тиреотропный гормон	Секрецию щитовидной железой гормонов, необходимых для регуляции роста, метаболизма и уровня кальция в крови
Фолликулостимулирующий гормон	Образование яйцеклеток или сперматозоидов
Лютенизирующий гормон	Секрецию половых гормонов яичниками или семенниками; овуляцию у женщин
Пролактин	Рост молочных желез и синтез молока
Гормон роста	Рост; повышение уровня сахара в крови

вать гаметы, а также выделять собственные гормоны и среди них – половые: тестостерон и эстроген. Реагируя на половые гормоны, мозг посылает нервные импульсы к мышцам – животное начинает поиск места для размножения и брачного партнера. Так, благодаря сложному взаимодействию органов чувств, нервов, мозга, мышц и эндокринных желез животное адекватно реагирует на смену сезона – наступление весны.

Краткое содержание главы

Для того чтобы реакции организма носили адаптивный характер, животное должно быть в состоянии воспринимать информацию об изменениях как во внутренней, так и во внешней среде. Органы чувств содержат наборы рецепторных клеток, способных отвечать на определенный вид энергии электрическими импульсами, циркулирующими в нервной системе.

Информация в пределах нейрона передается в виде электрического импульса, движущегося по клеточной мембране. Достигнув синапса, сигнал обычно следует далее в виде химического вещества-посредника, пересекающего синаптическую щель и вступающего в контакт с мембраной следующего нейрона, в результате чего нарушается ее электрическое равновесие. Информация, передаваемая нейронами, кодируется в основном параметрами частоты и длительности серии импульсов и положением, которое занимает данная клетка в нейронной сети.

Большинство движений тела животного является результатом работы его мышц, для сокращения которых необходимо наличие АТФ и ионов кальция. Толстые нити в мышечных волокнах, состоящие из белка миозина, образуют поперечные мостики, соединяющие их с тонкими нитями, состоящими главным образом из актина. Затем мостики начинают вращаться, заставляя нити скользить относительно друг друга; длина мышцы при этом уменьшается. Стимулом к сокращению скелетных мышц служит нервный импульс, прибывающий к концевой пластинке. Клетки сердечной мышцы могут генерировать собственную электрическую активность и сокращаться в отсутствие внешней стимуляции, но в норме частота сердечных сокращений увеличивается или уменьшается под влиянием воздействий со стороны вегетативной нервной системы. Сокращения сердца координируются благодаря электрическим импульсам, возникающим в специализированных клетках пейсмекера.

Гормоны участвуют как в поддержании гомеостаза внутри организма, так и во многих реакциях животного на изменения окружающей среды.

1. Укажите, какому органу глаза и обозначьте (левая колонка) соответствует тот или иной тип рецепторов (правая колонка):
 - 1) нос
 - 2) глаз
 - 3) ухо
 - 4) кончики пальцев
 - а) хеморецепторы
 - б) фоторецепторы
 - в) электрорецепторы
 - г) механорецепторы
 - д) терморецепторы
2. Нарисуйте схему глаза и обозначьте следующие части: роговицу, зрачок, радужную оболочку, хрусталик и сетчатку.
3. Фоторецепторы каких двух типов содержатся в глазу человека?
4. Фоторецепторы преобразуют световую энергию в электрическую при помощи:
 - а) хрусталика;
 - б) ферментов;
 - в) пигментов;
 - г) фотоэлементов;
 - д) нейронов.
5. Импульсы покидают нейрон через:
 - а) дендриты;
 - б) аксон;
 - в) тело клетки;
 - г) ядро;
 - д) рецепторные молекулы.
6. Нейрон кодирует информацию об интенсивности полученного стимула:
 - а) изменением величины импульсов;
 - б) изменением скорости движения импульсов по мембране клетки;
 - в) выделением различных медиаторов;
 - г) выделением разного количества медиатора в расчете на один стимул;
 - д) выделением большего количества медиатора в результате увеличения числа и частоты нервных импульсов.
7. Расположите события, происходящие в синапсе при передаче информации, в хронологической последовательности:
 - а) медиатор связывается с молекулами-рецепторами;
 - б) фермент разлагает молекулы медиатора;
 - в) увеличивается проницаемость мембраны для заряженных частиц (ионов);
 - г) нервный импульс приходит к синаптическому окончанию;
 - д) медиатор пересекает синаптическую щель;

- е) медиатор высвобождается из пузырков.
8. Какие из приведенных ниже изменений не относятся к «старт-реакции»?
- а) учащение дыхания;
 - б) увеличение притока крови к мозгу;
 - в) увеличение частоты сердечных сокращений;
 - г) повышение кровяного давления;
 - д) отток крови от органов брюшной полости.
9. При сокращении мышцы
- а) соседние Z-пластинки сближаются;
 - б) молекулы актина и миозина движутся относительно друг друга;
 - в) используется АТФ;
 - г) должны присутствовать ионы кальция;
 - д) все вместе;
 - е) все перечисленное неверно.
10. Расположите следующие события, происходящие при сокращении мышцы, в хронологической последовательности:
- а) нервный импульс приходит к концевой пластинке;
 - б) ионы кальция связываются с тонкими нитями;
 - в) нити миозина отделяются от тонких нитей;
 - г) ацетилхолин связывается с мембраной;
 - д) ионы кальция высвобождаются из резервуаров;
 - е) комплексы миозин–АТФ связываются с тонкими нитями и вращаются.
11. Информация, поступающая от внутренних или внешних рецепторов, может оказать влияние на эндокринную железу, попав в область мозга, известную как _____. Эта область тесно связана с _____, который стимулирует другие железы к секреции гормонов, выделяя _____ в _____.

Вопросы для обсуждения

1. В ходе эволюции животных тела их нервных клеток все в большей и большей степени сосредоточивались в переднем конце тела (головной мозг). Назовите некоторые преимущества и недостатки такой тенденции.
2. В каком смысле можно говорить об участии мышечной активности (сердечной, гладкой и скелетной мускулатуры) в механизмах гомеостаза?
3. Если вы любитель детективных романов, то вам известно, что время, за которое развивается трупное окоченение, в разных случаях различно. С чем могут быть связаны такие различия?
4. Мышцы прикрепляются к костям посредством сухожилий. Какие преимущества имеет этот способ по сравнению с непосредственным прикреплением мышц к кости?

Очерк. Циркадианные ритмы

Спросите практически любого американца, какова нормальная температура тела у человека, и вы услышите в ответ: «98,6 °F» (37 °C). Однако на европейских термометрах в качестве нормальной температуры указывается 98,4 °F (36,9 °C). Причина такого расхождения состоит в том, что нормальная температура тела укладывается в диапазон 36–37,6 °C (96,8–99,5 °F). Если вы измерите температуру утром, едва проснувшись, скорее всего значение окажется близким к минимуму; если же повторять измерения через каждый час или два, то в результате, вероятнее всего, получится график, похожий на кривую, изображенную на рис. 23.29. Максимального значения температура достигнет поздно вечером.

Множество других параметров организма также изменяется в течение суток, и среди них артериальное давление, частота сокращений сердца, выведение с мочой различных ионов, секреция некоторых гормонов, уровень бодрствования и время реакции, способность воспринимать еле слышные звуки и т. д. Для каждого из этих параметров характерны свои собственные закономерности суточных изменений. Например, пик секреции одного гормона может приходиться на середину ночи, другого — на раннее утро, тогда как температура тела достигает максимального значения непосредственно перед сном.

Чем вызваны эти и им подобные суточные колебания различных функций в организме? Сразу напрашиваются два возможных ответа: они могут быть связаны с внешними стимулами, например с восходом или заходом солнца, или же иметь внутреннюю природу, т. е. являться свойством организма, не зависящим от внешних событий. Для проверки этих предположений экспериментаторы помещали людей на несколько недель в пещеры или в лишенные окон камеры. Испытуемые не имели ни часов, ни радио- или телеприемников, словом ничего, что могло бы дать им возможность определить время суток. Они

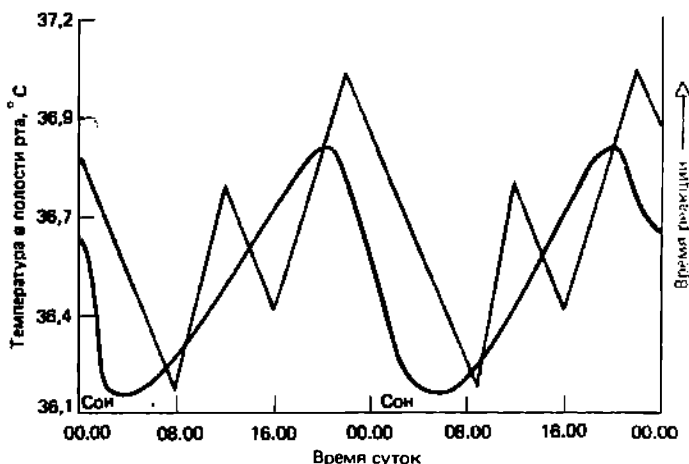


Рис. 23.29. Циркадианные ритмы изменения температуры в ротовой полости (черная кривая) и времени реакции (цветная линия) у человека. (Время реакции определяется как минимальное время, требующееся для реакции на стимул, когда испытуемого просят отвечать максимально быстро, например нажать на кнопку сразу

после того, как загорится красная лампочка.) Температурный ритм различен у разных лиц, и было высказано предположение, что индивидуальная картина изменения температуры связана с принадлежностью человека к одной из двух групп: «жаворонки» или «совы».

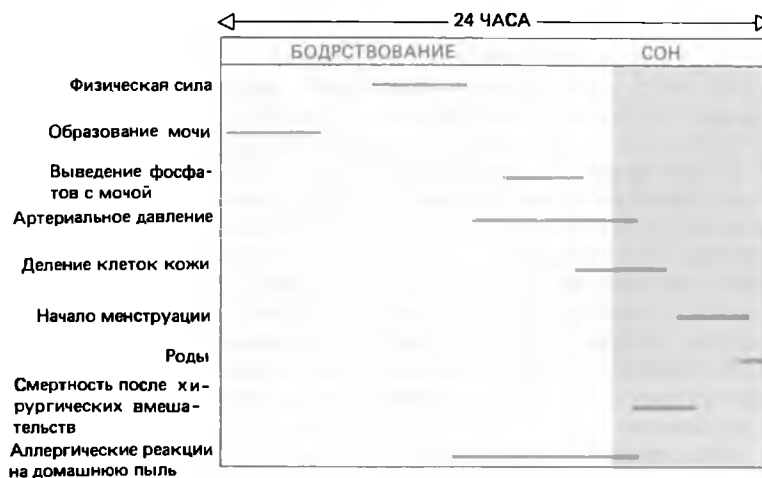


Рис. 23.30. Циркадианные ритмы человека. Активность различных систем, составляющих человеческий организм, не постоянна в течение суток: у большинства людей разные явления проявляются с различной частотой или в разной степени в разное время суток. Представленный на рисунке 24-часовой цикл начинается слева с пробуждения (часы не указаны, так как разные люди просыпаются в разное время). Цветные линейки обозначают периоды суток,

когда интенсивность того или иного процесса или вероятность какого-либо явления максимальна. Например, образование мочи происходит наиболее активно сразу после пробуждения, а клетки кожи наиболее интенсивно делятся вскоре после того, как человек засыпает. Точно так же роды приходится обычно не на любое время суток; дети чаще рождаются в то время, когда мать в норме должна просыпаться.

могли есть, спать, читать или работать, когда им заблагорассудится. В таких условиях у людей наблюдались отклонения от привычного 24-часового цикла: они перестраивались на новый ритм жизни, основанный на 22–26-часовом цикле (длительность цикла была различна у разных испытуемых).

Исследователи пришли к заключению, что повторяющиеся циклы имеют внутреннюю (эндогенную) природу, иными словами, организм обладает «внутренними часами», которые каким-то образом контролируют суточную активность. Суточные флуктуации различных видов активности организма получили название «циркадианные ритмы» (от лат. *circa* – около; *dies* – день), так как их периодичность составляет около (но не точно) 24 часов. Двадцатичетырех-часовой цикл, с которым мы сталкиваемся в повседневной жизни, связан с тем, что внутренние часы «корректируются» внешними событиями, в особенности сменой дня и ночи. В корректировке внутренних часов человека важную роль играют социальные факторы, т.е. подстройка активности к расписанию работы, приема пищи и т.д. Результаты проведенных исследований позволяют предположить, что механизм работы внутренних часов связан с деятельностью гипоталамуса – важнейшего регуляторного центра мозга.

Пренебрежение циркадианными ритмами может нанести вред здоровью человека. Например, артериальное давление обычно ниже утром и возрастает в течение дня. Если человек посещает врача только по утрам, он может считать, что давление у него в пределах нормы, тогда как на самом деле днем и вечером оно, возможно, значительно повышается, что небезопасно, поскольку такой человек не получает необходимого ему лечения. Некоторые другие

отклонения от нормы также могут оставаться незамеченными, если врач основывается на однократном анализе крови или мочи.

Чувствительность организма к некоторым веществам также неодинакова в разное время. Например, исследования, проведенные на крысах, показали, что одна и та же доза наркотического вещества может оказаться совершенно безвредной в одно время и смертельной в другое. Деление клеток тоже подчинено циркадианным ритмам, поэтому не исключено, что не в очень далеком будущем мы сможем выбирать момент введения лекарства, чтобы максимальный ущерб был бы нанесен популяции быстро делящихся раковых клеток, а нормальные клетки при этом не страдали. Кроме того, точный расчет режима приема лекарств может позволить врачам применять более низкие дозы достаточно опасных противораковых препаратов.

Наши циркадианные ритмы наиболее явственно дают о себе знать, когда мы пытаемся «перевести» свои внутренние часы. Людям, которым доводилось пересекать на самолете несколько часовых поясов, хорошо знакомо возникающее после этого неприятное ощущение. С аналогичными проблемами сталкиваются люди, работающие по скользящему графику: диспетчеры аэропортов, работники больниц и другие. Дело в том, что одни процессы перестраиваются на новый ритм быстрее, чем другие, и в результате наступает период, когда различные ритмы организма оказываются десинхронизированными. Последствия такой десинхронизации могут оказаться довольно серьезными: известная авария на атомной электростанции Три-Майлз-Айленд могла бы быть гораздо менее значительной, если бы дежурная смена физически была бы в лучшем состоянии. Ошибка служащих в чрезвычайной ситуации, вполне возможно, явилась результатом применения на станции скользящего графика дежурств. У многих людей из-за постоянных стрессов, связанных с десинхронизацией ритмов, развивается язва желудка.

Результаты исследования циркадианных и других ритмов у человека показали их важность для физического и психического здоровья. Исследователи подчеркивают, что мы должны с большим вниманием относиться к собственным ритмам, спокойнее воспринимать связанные с ними естественные подъемы и спады настроения и обращаться за помощью к специалистам, когда изменения наших ритмов выходят за пределы нормы.

Глава 24

Поведение

Проработав эту главу, вы должны уметь:

1. Объяснить разницу между врожденным и приобретенным поведением и привести по одному примеру для каждого типа.
2. Перечислить селективные преимущества, которые дают врожденное, приобретенное и стереотипное поведение.
3. Привести пример стимула и обусловленного этим стимулом поведения; объяснить, почему один и тот же стимул не всегда вызывает одинаковое поведение.
4. Описать характерные черты территориального поведения и привести пример.
5. Описать роль угрожающего и умиротворяющего поведения в поддержании иерархии доминирования и привести примеры этих форм поведения.
6. Описать конфликтное поведение и объяснить, почему считается, что демонстрация угрозы и ухаживание сформировались на основе конфликтного поведения.

Когда наказанная собака, поджав хвост, забивается в угол, мы обычно говорим, что ей «стыдно», а когда собака виляет хвостом — что она радуется. В данном случае человеческие эмоции мы приписываем другим животным, т.е. исходим из принципа *антропоморфизма*. Еще одна крайность при описании поведения животных проявляется тогда, когда мы говорим, например, что птица поет инстинктивно, предполагая тем самым, что она не способна на разумные действия. Наша оценка человеческого поведения как разумного, а поведения животных как инстинктивного, находит свое отражение в склонности относить те поступки, которых мы стыдимся, на счет «звериных инстинктов». Оба эти подхода к поведению животных характеризуют скорее человеческие предрассудки, чем истинные причины и механизмы поведения.

В последнее время исследователи попытались подойти к изучению поведения животных с минимальной, насколько это вообще возможно для человека, долей антропоморфизма. Исследователи наблюдают и систематизируют формы поведения животных. Кроме того, они пытаются понять, почему животные ведут себя так, а не иначе. Невероятная сложность поведения даже наиболее примитивных животных отнюдь не облегчает эту задачу.



Рис. 24.1. «Фехтование на клювах» у олуш. Как определить, что означает это поведение? Может быть, птицы дерутся? А может быть, они кормят друг друга или чистят друг другу оперение? Многочисленные наблюдения убедили исследователей, что эта демонстрация входит в брачный ритуал недавно встретившихся птиц и служит членам пары приветствием. (William Camp.)

Поведение как прямо, так и опосредованно определяется геномом организма. Если у животного нет крыльев, оно не сможет летать, а наличие или отсутствие у него крыльев в значительной степени зависит от генотипа. Гены определяют *диапазон* физических признаков, которые могут развиться, а то, какие конкретные признаки разовьются на самом деле, зависит от взаимодействия между генотипом и средой в ходе эмбриогенеза и постэмбриогенеза. Все только что сказанное справедливо и для поведения. Однако развитие поведения идет более сложным путем, чем формирование того или иного физического признака, например типа кровообращения. Становление физических признаков в основном завершается к моменту прекращения роста животного, тогда как взаимодействие генотипа со средой, приводящее к изменению поведения, продолжается всю жизнь.

В этой главе мы рассмотрим некоторые из путей, по которым идут ученые, пытаясь разобраться во влияниях генотипа и среды на поведение и выяснить, какие давления отбора вызвали к жизни и видоизменяли наборы поведенческих реакций у различных животных.

24.1. Причины поведения

Представим себе сидящую лягушку. Мимо пролетает муха... Лягушка мгновенно выбрасывает наружу язык, и муха исчезает во рту. Как и почему лягушка ведет себя именно так? На вопрос «как?» можно ответить, описав ра-



Рис. 24.2. Огромные глаза и быстрота рефлексов позволяет лягушке ловить мух на лету – нам это удастся гораздо реже. (Biophoto Associates.)



Рис. 24.3. Примеры репродуктивного поведения: синиц-лазоревка за кормлением птенцов. (Biophoto Associates.)

боту глаз, нервной системы и мышц лягушки. Летящая муха возбуждает рецепторные клетки в глазу лягушки, те передают сигналы в мозг, а мозг направляет на периферию нервные импульсы, управляющие мышцами языка, участвующими в поимке мухи.

Вопрос, «почему» лягушка ловит муху, несколько отличается от первого, так как ответ на него можно дать на двух уровнях. Непосредственная причина того, «почему» лягушка ловит муху, состоит в том, что вид мухи активирует нервно-мышечный рефлекс, результатом срабатывания которого является атака на муху. Но ответ на вопрос «почему?» можно дать и с эволюционной точки зрения: поведение «ловли мух» у лягушки существует постольку, поскольку оно было отобрано в ходе эволюции.

Существование всех трех форм поведения, которые мы наблюдаем у животных, обусловлено тремя основными эволюционными причинами, или тремя типами давления отбора:

1. В конечном итоге все формы поведения отбираются постольку, поскольку они способствуют выживанию данного вида животных. Этот тезис наиболее очевиден применительно к репродуктивному поведению, ибо если животное не размножается, оно обрекает себя на вымирание; этот тезис, однако верен и для всех остальных форм поведения от пищевого до поиска блох.

2. Если рассматривать поведение на более коротких отрезках времени, то оно должно обеспечивать животному возможность решать сиюминутные проблемы. Ведь для того чтобы животное могло выживать и размножаться, оно должно уметь находить пищу и спасаться от хищников.

3. Животные существуют в непрерывном потоке световых, звуковых и прочих стимулов. Адаптивные поведенческие формы дают животному возможность реагировать на существенные с точки зрения выживания и размножения стимулы, совершая определенные поведенческие акты. Механизмы, обеспечивающие различение стимулов и завершение поведенческих актов, являются неотъемлемой частью адаптивного поведения любого животного.

24.2. Инстинкты и научение

Инстинктивным, или *врожденным*, поведением называются такие формы поведения, которые генетически запрограммированы в нервной системе и которые практически невозможно изменить. *Приобретенным* (в результате на-



Рис. 24.4. Общественные животные, подобно формам поведения от других членов группы. этим львам из Ботсваны, научаются многим (Biophoto Ass., N. H. P. A.)

учения) поведением называют все формы поведения, которые формируются как результат индивидуального опыта живого организма.

Концепция инстинктивного поведения до сих пор еще вызывает серьезные разногласия среди биологов. Дело отчасти в том, что проверить, является ли данная форма поведения врожденной или приобретенной, крайне сложно. Врожденное поведение формируется без научения. Таким образом, единственный способ убедиться, что данное поведение является врожденным, состоит в том, чтобы поместить животное в обстановку, из которой по возможности исключены все внешние стимулы, и пронаблюдать, проявится ли исследуемый поведенческий акт. Но даже если он и проявится, это еще не значит, что данное поведение является врожденным — быть может, экспериментатору просто не удалось устранить все стимулы, необходимые для научения. Практически доказать, что то или иное поведение инстинктивно, как правило, невозможно, и исследователи пользуются более плодотворными методами анализа. Однако, рассматривая поведение, мы обычно все же исходим из того, что оно либо врожденное, либо приобретенное, либо чаще всего представляет собой комбинацию того и другого — эта идея находит экспериментальное подтверждение.

В принципе животному выгодно обладать как врожденными, так и приобретенными формами поведения. Присущество врожденного поведенческого акта, например отдергивания руки от огня, заключается в том, что он реализуется очень быстро и всегда безошибочно. Это существенно снижает вероятность фатальных ошибок, которые могло бы допустить животное, если бы ему приходилось учиться избегать огня или затаиваться, когда поблизости находится хищник. Кроме того, врожденное поведение избавляет от необходимости затрачивать время и энергию на научение. Приобретенное поведение имеет свои преимущества: оно может со временем модифицироваться при изменении условий окружающей среды.

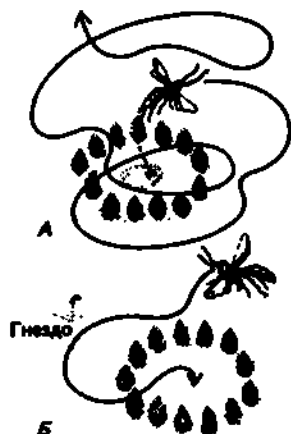


Рис. 24.5. Роющая оса отыскивает свое гнездо, запомнив окружающие его ориентиры. А. Она несколько раз облетает вокруг входа в гнездо, которое экспериментатор окружил сосновыми шишками. Б. В отсутствие осы шишки были передвинуты, и она летит к центру нового круга, где «по ее расчетам» должно быть гнездо.

Знание биологии вида зачастую позволяет предсказывать, какой комбинацией врожденных и приобретенных форм поведения обладают отдельные особи. Рассмотрим роющую осу, которая вылупляется из яйца в полном одиночестве и растет, практически не вступая в контакты с особями своего вида. Поиск самца, спаривание, строительство гнезда и откладка яиц — все эти формы поведения должны быть в большой степени врожденными, чтобы оса могла осуществить их в первый же раз в жизни, который, кстати, может оказаться и последним. Напротив, общественные животные, например кошачьи, могут научиться многим формам поведения, наблюдая за остальными членами группы, и отработать их, играя в относительной безопасности (рис. 24.4). Было бы, однако, крайним упрощением считать, что поведение осы в основном инстинктивное, а кошачьих — приобретенное (такая ошибка, к сожалению, очень распространена). Для всех животных, за исключением самых примитивных, жизненно важны оба типа поведения. Даже роющей осе за ее короткую жизнь приходится учиться отыскивать пищу, находить дорогу к гнезду, а также многому другому (рис. 24.5). Вместе с тем всем млекопитающим в той или иной степени свойственно врожденное поведение.

В общем представляется вероятным, что научение играет важную роль в развитии форм поведения, связанных с локальными или меняющимися стимулами. Например, всякое животное, имеющее дом, должно научиться его находить. Врожденное поведение оказывается более подходящим в тех случаях, когда вызывающие его стимулы остаются неизменными, когда важна скорость реакции и когда цена первой ошибки слишком высока.

24.3. Стереотипное поведение

Одна из удивительных черт поведения — наличие в поведенческом репертуаре любого животного *стереотипных* актов, т.е. актов, которые осуществляются всегда одинаково. К наиболее известным стереотипным действиям можно отнести рефлексы (см. рис. 23.1). *Рефлекс* — это действие, в осуществлении которого участвует небольшое число нервов и мышц и которое не требует участия высших центров нервной системы. Стереотипные акты, основанные на вовлечении более сложных нервно-мышечных систем, так же обычны, как и рефлексы. Например, таракан или кузнечик устремляются вперед (стандарт-



Рис. 24.6. Стереотипное оборонительное поведение. Актиния справа втянула щупальца в ответ на прикосновение фотографа. (Biophoto Associates.)

ная реакция избегания) в ответ на стимуляцию рецепторов, расположенных на брюшке, струей воздуха. Это пример стереотипного врожденного поведения, иногда называемого *комплексом фиксированных действий*. Другие стереотипные поведенческие акты оказываются результатом научения. Когда крысы учатся нажимать на рычаг, чтобы получить пищу, каждая делает это своим, характерным для нее и неизменным способом. Одни давят на рычаг всей кистью, другие – средним пальцем. Точно так же ходьба, езда на велосипеде или письмо – это формы стереотипного поведения, которым вы научились; они свойственны в данном виде только вам и крайне консервативны.

Стереотипный поведенческий акт часто доводится животным до конца даже в неадекватных условиях. Собака, «закапывающая» кость под ковром, совершает такие движения, как будто засыпает ее несуществующей землей. Точно так же некоторые собаки, прежде чем улечься на полу, несколько раз поворачиваются на месте, хотя травы, которую надо утоптать, нет и в помине.

Для того чтобы выявить основы стереотипного поведения, исследователи обращаются к животным со сравнительно просто организованными нервной и мышечной системами (рис. 24.6). Среди таких объектов можно назвать голожаберных моллюсков, пиявок, раков и омаров (кстати, среди преимуществ работы с омарами отнюдь не последнее место занимают прекрасные деликатесные кушанья, достающиеся исследователям в награду за проведенный эксперимент!). Результаты таких исследований позволяют заключить, что стереотипные формы поведения в отличие от других форм поведения характеризуются двумя весьма важными чертами: стереотипный акт контролируется одним или несколькими «командными» нейронами и может реализовываться без обратной связи от органов чувств. Когда, например, вы исполняете на пианино хорошо знакомое произведение, вы не дожидаетесь звука предыдущей ноты, прежде чем коснуться следующей клавиши. Однако, когда вы разучиваете новую музыку, т.е. до того, как поведение становится автоматизированным, вам приходится больше прислушиваться к звукам.

Стереотипные акты позволяют животному успешно завершать часто осуществляемые действия, не теряя каждый раз времени на формирование заново того или иного типа поведения. Врожденное поведение обладает тем же преимуществом, но приобретенное стереотипное поведение имеет еще одно до-

стоинство: оно может быть запрограммировано в нервной системе в любой момент, а не только в период раннего онтогенеза.

24.4. Стимулы

Совершенно очевидно, что мы не реагируем на каждый из звуковых, световых или обонятельных стимулов, которые непрерывно бомбардируют наши рецепторы. Нервная система и органы чувств непонятным пока образом фильтруют стимулы так, что только некоторые из них вызывают ответы.

В 40-е годы Нико Тинберген, удостоенный Нобелевской премии за работы по изучению поведения животных, занялся исследованием небольшой рыбки — трехиглой колюшки. Брюшко самцов в брачный сезон приобретает ярко-красный цвет. Тинберген заметил, что, когда мимо окон лаборатории проезжал красный грузовик, все самцы колюшки отчаянно пытались пробиться через стекло аквариумов, как бы намереваясь атаковать машину. Поскольку самец в период размножения атакует других самцов, Тинберген задумался, не является ли красный цвет тем самым стимулом, который провоцирует атаку. Он начал демонстрировать рыбкам различные модели и обнаружил, что колюшки нападают на грубую модель рыбы с выкрашенным в красный цвет брюшком, но совершенно спокойно относятся к значительно более натуралистичным моделям с серым брюшком (рис. 24.7). Красный цвет оказался ключевым стимулом атаки.

Этот эксперимент раскрывает еще одну особенность стимулов, вызывающих поведение: они эффективны только тогда, когда животное находится в определенном состоянии. В описанном примере на красный цвет реагировали только самцы колюшки, готовые приступить к размножению (т.е. характеризующиеся определенным гормональным состоянием). Аналогичным образом вид пищи вызывает у голодной мыши пищевое поведение. Однако, если одновременно с пищей мышь увидит готовую к броску кошку, пищевой стимул не вызовет пищевого поведения; мышь попытается скрыться от кошки. Вместе с тем измученное голодом животное может и заняться пищей, игнорируя стимулы, которые в норме обратили бы его в паническое бегство.

Тот факт, что на один и тот же стимул животное в разное время реагирует по-разному, исследователи объясняют тем, что у животного меняется мотивация, или драйв. Голодное животное испытывает побуждение кормиться, а сытое — нет. Поскольку в разных ситуациях даже в ответ на один и тот же стимул оптимальными оказываются разные формы поведения, изменения мотивации дают животному возможность вести себя так, чтобы удовлетворять текущие потребности.

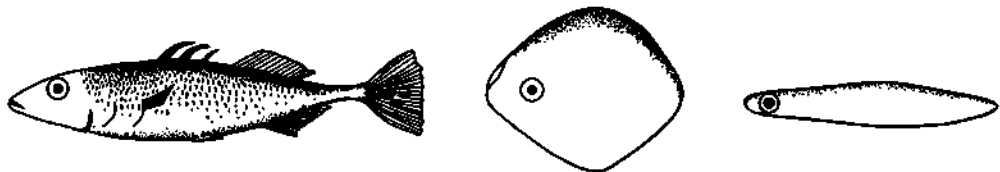


Рис. 24.7. Такие модели использовал Тинберген для выявления стимула, вызывающего атаку у самцов колюшки. Он показал, что в брачный период самцы не обращают внимания на модель, копирующую живую рыбку, но нападают на грубую модель, нижняя часть тела

которой окрашена в красный цвет. (Для того чтобы спровоцировать атаку, модель должна иметь еще и глаз. Вообще наличие глаза часто оказывается необходимым, чтобы животное могло идентифицировать объект как другое животное.)

24.5. Научение

Научение – это основанный на индивидуальном опыте процесс, приводящий к адаптивным изменениям в поведении особи. Научение может осуществляться множеством различных способов, и у исследователей нет достаточно убедительных данных, свидетельствующих о том, что описанные ниже варианты как-то связаны с физиологическими основами научения, которые изучены пока явно недостаточно.

Процесс, в результате которого утрачиваются уже имеющиеся реакции, называется *хабитуацией* (привыканием). Животные привыкают не реагировать на стимулы, с которыми часто сталкиваются, но которые не имеют для них особого значения. Например, молодые животные часто проявляют беспокойство в ответ на многие стимулы, однако к большей части из этих стимулов они очень быстро привыкают и перестают на них реагировать (рис. 24.8). Хабитуация выгодна тем, что благодаря ей усиливаются реакции животного на новые стимулы, выделяющиеся на фоне тех, к которым животное уже успело привыкнуть. Кроме того, отсутствие реакции на безразличные стимулы помогает экономить энергию, которая могла бы быть потрачена на бесполезные поведенческие акты.

Условные рефлексы представляют собой поведенческие акты, вызываемые стимулами, которые животное научилось ассоциировать со стимулами, обычно вызывающими такое поведение. Русский физиолог И. П. Павлов изучал рефлекс слюноотделения у собак. Каждое кормление собаки Павлов сопровождал звуком звонка; после нескольких таких сочетаний у собак только на звук звонка начиналось слюноотделение, даже если при этом они не видели пищи. Иными словами, собаки научились отвечать на новый стимул (звонок), на который они ранее не реагировали. Таким же образом можно выработать условный рефлекс на негативный стимул (наказание).

Суть научения методом *проб и ошибок* полностью раскрывается в его названии. Какие-либо спонтанные действия животного иногда случайно «вознаграждаются»; после этого животное, пробуя и ошибаясь, научается воспроизводить данную поведенческую реакцию, добиваясь того же результата. Вознаграждением может служить просто удовольствие от более точно выполненного действия. Методом проб и ошибок молодые млекопитающие и птицы совершенствуют охотничьи навыки, а люди с помощью такого же



Рис. 24.8. Привыкание. Так детеныши южноафриканской черноногой кошки реагируют на первую встречу с человеком: оскаленные зубы и прижатые уши – признак реакции тревоги. После того как фотограф стал появляться каждый день, эта реакция вскоре угасла. (Biophoto Associates, N. H. P. A.)



Рис. 24.9. Научение. Этот обитатель зоопарка научился получать пищу из автомата, после того как посетитель опустит в него монетку. Это очень сложное поведение для парнокопытных, которые, вообще говоря, не стяжали себе лавров мыслителей.

метода совершенствуют, например, навыки игры на пианино или езды на велосипеде.

Все упомянутые типы научения представляют собой варианты *ассоциативного научения*, для которого важным фактором является подкрепление (награда или наказание). Еще одна его важная характеристика – совершенствование реакции при тренировке.

Латентное научение обычно не сопровождается подкреплением в явной форме. Более того, в процессе такого научения можно не увидеть и самого поведения. Например, недавно накормленное животное может никак не показывать, что оно только что узнало о новом источнике пищи, пока, проголодавшись, вновь не придет кормиться.

Инсайт часто рассматривают как высшую форму научения, придавая обычно именно такой смысл не слишком удачному термину «разум». Этот тип научения состоит в привлечении прошлого опыта для решения новой задачи (рис. 24.10). Подобное поведение можно наблюдать у многих млекопитающих и некоторых птиц, хотя отличить его от других форм научения зачастую не так просто.

Термин *запечатление* (импринтинг) характеризует процесс, протекающий в строго определенном периоде онтогенеза, в ходе которого животное научается определенным действиям. Гусята и утята учатся следовать за родителями и отвечать на их звуковые сигналы в течение определенного критического периода после вылупления из яйца¹. Конрад Лоренц, удостоенный Нобелевской премии вместе с Нико Тинбергеном, обнаружил, что если в соответствующий критический период утята видели его, а не собственную мать, то они потом следовали за ним так же, как обычно следуют за уткой.

Многие животные узнают облик своего будущего полового партнера так-

¹ Импринтинг на звуковые сигналы начинается у птенцов еще до вылупления. – Прим. перев.



Рис. 24.10. Кёлер продемонстрировал у шимпанзе научение типа инсайта («постижения»). Если гроздь бананов подвешивалась слишком высоко, то обезьяны собирали разбросанные по комнате ящики и, поставив их друг на друга, с получившейся пирамиды доставали лакомство.

же в результате импринтинга. У Лоренца был ручной галчонок, который оказался заимпринтированным на хозяина раньше, чем тот успел разобраться в механизмах этой формы научения. Птенец причинял Лоренцу некоторое неудобство, когда в период «ритуального кормления» пытался заталкивать ему в ухо полупереваренных червей.

Характерной чертой развития поведения является то, что «усвоение» тех или иных навыков животным в разное время происходит по-разному. Существуют, например, убедительные данные, свидетельствующие о том, что человек усваивает иностранные языки в возрасте до десяти лет гораздо успешнее, чем в последующие годы. Точно так же многие птенцы для того чтобы научиться правильно петь, должны услышать пение взрослых птиц своего вида в строго определенный период жизни.

Кроме того, у животных имеются генетические предпосылки для научения поведенческим актам своего вида. Если птенец белоголовой воробьиной овсянки будет слышать только песни американского певчего воробья, то, ставши взрослым, он не сможет петь песню своего вида, поскольку он никогда ее не слышал. Вместе с тем его песня не будет в точности такой, как у певчего воробья: генетические предпосылки для такой песни у овсянки отсутствуют.

24.6. Территориальное поведение и ухаживание

В гл. 8 мы рассматривали, каким образом ухаживание и защита территории влияют на репродуктивный успех и на отбор определенных систем размножения. Здесь на примере этих типов поведения мы постараемся показать, что типы поведения, сформировавшиеся в одних условиях, могут рекомбинировать различными способами, приобретая новое значение в ходе эволюционного развития.



Рис. 24.11. Чайка, издающая «протяжный крик». Это компонент ее территориального поведения.

Многие животные защищают свою территорию – участки, где они выращивают потомство или монопольно владеют пищевыми ресурсами. Хозяин атакует и изгоняет со своей территории других особей своего вида (рис. 24.11). В противном случае пришелец может захватить территорию вместе со всеми находящимися на ней ресурсами. Проявления агрессии в рамках территориального поведения строго ограничены. Любому животному выгодно защищать свой участок, по возможности не прибегая к атакам, поскольку любое нападение связано с риском получить ранение. В эволюции сформировались самые разные механизмы, минимизирующие физический урон в пограничных конфликтах. Подлинные сражения происходят довольно редко, потому что существуют специальные «кодексы правил», определяющих, кто выйдет победителем из данной схватки.

Рассмотрим, как весной до прилета самки дрозд защищает облюбованный им участок. Самец ведет себя наиболее агрессивно в центральной части территории. С перемещением к периферии его выпады против пролетающих соседей становятся все менее и менее энергичными, пока он не достигнет области, где с равной вероятностью либо нападает, либо спасается от другого самца. Эта область и служит границей территории дрозда.

Когда соседи встречаются на границе своих территорий, они ведут себя так, как будто в них борются два стремления – спастись и нападать. Это может проявиться как *конфликтное поведение*, в котором заметны тенденции



Рис. 24.12. Угрожающая демонстрация птенца тропической птицы. Эта демонстрация станет более эффективной, когда птица подрастет настолько, что сможет подкрепить угрозы делом.



Рис. 24.13. Так сражаются самцы оленей. Это не ритуальная, а подлинная битва, иногда на- смерть. Звери оспаривают друг у друга гарем самок. Победитель сможет оставить многочисленное потомство, тогда как побежденный, возможно, вообще не будет размножаться. (Biophoto Associates, N. H. P. A.)

и атаковать, и удирать, или как *смещенная активность*, обычно проявляющаяся довольно странно, поскольку внешне она не имеет никакого отношения к текущей ситуации. Например, чайка во время территориального конфликта может начать яростно выщипывать траву под ногами – совершенно бессмысленная деятельность. Всем нам неоднократно приходилось наблюдать смещенную активность и у людей. Столкнувшись с тяжелым испытанием или с неприятной социальной ситуацией, человек начинает грызть ногти или кончик карандаша, накручивать на палец прядь волос, есть или пить, не испытывая голода и жажды, иначе говоря, совершает смещенные действия, никак не соотносящиеся с реальной ситуацией.

В эволюции многих видов на основе конфликтного поведения сформировались ритуализованные *демонстрации угрозы*, направленные против особей, вторгшихся на чужую территорию (рис. 24.12). Угрозы представляют собой явно прогрессивный шаг по сравнению с настоящими схватками хотя бы потому, что они не причиняют вреда ни одной, ни другой стороне. Опытный на-



Рис. 24.14. Межиндивидуальные дистанции. Отдыхая на бревне, эти утки соблюдают между собой определенное минимальное расстояние.

часто выполняют роль умиротворяющих жестов, предотвращающих агрессию со стороны тех лиц, которым эти сигналы адресованы.

Поведение ухаживания (брачное поведение) помогает животному надежно идентифицировать особь противоположного пола собственного вида, что спасает от напрасной траты гамет при попытках спариваться с неподходящими партнерами. В элементах брачного поведения обычно можно уловить конфликт между стремлениями приблизиться и отступить; по-видимому, ухаживание сформировалось в эволюции именно на основе такого конфликта. Большинство животных, не исключая и общественных, всегда стремятся сохранить некую минимальную дистанцию между особями. Ласточки на телеграфных проводах или утки на бревне всегда сидят на определенном расстоянии друг от друга (рис. 24.14). Многим, вероятно, случалось испытывать дискомфорт, когда во время разговора собеседник подходил слишком близко, вторгаясь в ту область «экстраперсонального» пространства, в которую человек обычно старается никого не допускать. Вообще говоря, вторжение в такое пространство является угрозой, за которой должны следовать атаки или отступление вторгшегося животного. Однако для того чтобы приблизиться вплотную к партнеру, необходимо сначала преодолеть барьер индивидуального пространства; поэтому нет ничего удивительного в том, что противоречивые попытки приблизиться, атаковать и отступить являются частью брачного ритуала (рис. 24.15).

24.7. Миграции и хоминг

Многие животные совершают миграции, преодолевая сотни километров по суше и над морем (рис. 24.16). Миграционное поведение поражает наше воображение: ведь животные-мигранты подчас справляются с тем, что не под силу нам самим. Самку малого буревестника, никогда не улетавшую больше



Рис. 24.16. Бабочки-монархи отдыхают на мысе Код во время осенней миграции.

чем на 15 км от своего гнезда на островке вблизи Валлийского побережья, перевезли на самолете через Атлантику и выпустили в районе Бостона. Птица вернулась к своему гнезду даже раньше, чем в Уэлс пришло письмо с сообщением о том, что она отправилась в полет. Человеку, решившему повторить такой подвиг, пришлось бы, прежде чем пуститься в плавание, потратить многие часы, чтобы научиться пользоваться компасом (определять направление) и секстантом (этот прибор служит для измерения высоты Солнца или звезд над горизонтом и позволяет определить координаты наблюдателя, если он, кроме того, имеет еще и точный хронометр). Но после того, как Атлантический океан оказался бы позади, нашему герою-мореплавателю потребовалась бы еще и карта, с помощью которой он сумел бы разыскать островок у побережья. Однако птицы, бабочки-монархи, рыбы и саламандры совершают подобные путешествия, обходясь без каких бы то ни было приборов, и после очень краткого научения, а иногда и вовсе без такового. Некоторые механизмы навигации животных уже выяснены, но другие по-прежнему остаются для нас тайной.

Многие животные, находясь в знакомой местности, определяют свое положение по зрительным или обонятельным ориентирам, которые они научаются опознавать. Поразительным примером может служить миграция лососей. Эта рыба выплывает из икринки в пресных ручьях и реках, но вырастает в океане. Спустя семь лет лососи возвращаются для размножения в тот самый ручей, который когда-то покинули мальками. В настоящее время известно, что на такое способна только рыба, обладающая нормальными, неповрежденными хеморецепторами, т. е. ориентиром при поиске служит запах. Однако трудно себе представить, что «запах» каждого ручья настолько силен и уникален, что может послужить рыбе путеводной нитью, приводящей ее к нужному месту через устье реки и мимо многочисленных разветвлений русла.

Многие животные способны определять направление. Мы, люди, тоже умеем это делать, если не забываем, что солнце встает на востоке, садится на западе, а в полдень светит с юга. Для такого способа ориентирования необходимо только видеть солнце и определять время дня. Все животные и растения обладают необходимыми физиологическими механизмами для отсчета времени — это суточная ритмика биохимических реакций. Правда, человек не лучшим образом умеет пользоваться такой информацией. Напротив, многие животные умеют на удивление точно интерпретировать сигналы своих «внутренних часов» и, кроме того, способны определять положение солнца даже в пасмурный день, ориентируясь по характеру поляризованного света (мы можем делать это лишь при помощи поляризационных фильтров). Как животные, так и люди умеют с высокой точностью определять направление ночью по положению звезд на небосводе.

Однако способность поддерживать компасное направление, ориентируясь по звездам или по солнцу, сама по себе не объясняет, каким образом малый буревестник пересекает Атлантику или почтовый голубь возвращается в свою голубятню из незнакомой местности. Для того чтобы с помощью компаса из пункта А попасть в пункт Б, надо знать, к северу, югу, западу или востоку от А находится Б и каково расстояние между ними. Это можно назвать *чувством карты*, так как вы должны определить относительное положение пунктов А и Б на некой гипотетической карте. Таким чувством карты безусловно обладают многие животные, хотя мы и не имеем ни малейшего представления, что это за карта. (Человеческое «чувство направления» — это нечто совсем иное: когда человек отклоняется от известного направления, он подсознательно

но следит за поворотами и в результате может в любой момент определить, в какую сторону движется.)

Голуби, которых лишают возможности пользоваться «солнечным компасом» (надевая им непрозрачные контактные линзы и сбивая ритм внутренних часов), находят путь домой, ориентируясь, вероятно, по магнитному полю Земли. Магнитная навигация не зависит от внутренних часов, но нарушается, если на голове птицы укрепляется небольшой магнит¹. Магнитное поле Земли воспринимают также некоторые виды насекомых и бактерий. Проведенные в последние годы исследования показали, что магнитный компас животных в сущности ничем не отличается от прибора, изобретенного человеком. В организме голубей и магниточувствительных бактерий обнаруживаются кристаллики *магнетита* – магнитной окиси железа. Магнетит – синоним магнитного железняка, который люди уже много лет используют для изготовления компасов. Кристаллы магнетита имеют вытянутую форму и являются исходно поляризованными; они определенным образом ориентируются в магнитном поле. Магнитное поле Земли может примерно задавать животному компасное направление, как и в случае с нашим компасом. Может ли оно лежать в основе загадочного чувства карты у животных – мы не знаем. Человеку пока не удалось составить пригодную для навигации магнитную карту Земли.

Еще один интересный тип приспособлений, позволяющих животным мигрировать и отыскивать свой дом, – различные варианты «эхолокаторов», обнаруживающих звуковые или электрические колебания, отраженные от объектов, и позволяющих судить о расположении предметов, а иногда даже о материале, из которого они сделаны. Наиболее широко известны эхолокаторы китообразных (китов и дельфинов) и летучих мышей. Эти животные излучают ультразвуковые колебания, а затем улавливают отраженные волны. Среди электрических локаторов хорошо известны электрические локаторы некоторых тропических рыб, обитающих в мутной воде, где зрение практически бесполезно. Электрические органы этих рыб служат им и для поиска пищи, и для обнаружения препятствий. Они создают вокруг себя слабые электрические поля и регистрируют нарушения распределения силовых линий, вызванные любым предметом, находящимся в воде.

Несмотря на то что нам уже довольно много известно о том, как ориентируются различные представители животного мира, мы все еще очень далеки от понимания этих удивительных форм поведения.

24.8. Социальное поведение (социобиология)²

Некоторые животные почти не контактируют с себе подобными, тогда как представители многих других видов вне всякого сомнения образуют различного рода кооперации. Иногда такие кооперации только временные, как у синиц или краснокрылых трупиялов, которые зимой кормятся стаями. Если под «социальностью» подразумевать взаимодействие между особями одного вида, то часто трудно утверждать, существует ли в таких стаях социальная организация. Например, наблюдения за серыми цаплями показали, что эти птицы

¹ Подробнее о навигации голубей см. В. Китон «Тайна хоминга голубей». В кн.: Птицы, М., «Мир», 1983, с. 91–99. – *Прим. перев.*

² Авторы склонны отождествлять социальную жизнь животных и человеческого общества, природа которых различна. В советской литературе социальная организация животных часто называется «квазисоциальной». – *Прим. ред.*



Рис. 24.17. Серая цапля возле гнезда. (Biophoto Associates.)

встречаются группами просто потому, что они все вместе летят к местам кормежки, но взаимодействия между особями у них практически отсутствуют (рис. 24.17). На другом полюсе находятся пчелы, волки и многие другие животные, образующие долговременные кооперативные группы, от которых зависит сама жизнь отдельных особей.

Для того чтобы поддерживать социальную структуру, животные должны «уметь» общаться с себе подобными. У животных с более сложной социальной организацией, как правило, более развиты способы обмена информацией. Всякая коммуникация подразумевает какие-то действия коммуникатора и восприятие сигнала другой особью. Например, люди общаются с помощью звуков и слуха (речь, смех, хлопки в ладоши) и зрительных стимулов и зрения (рекламные плакаты, одежда, потрясание кулаком). Птицы, как и мы, обладают хорошо развитым зрением, так что не приходится удивляться, что важное место среди их средств коммуникации занимают движения и окраска оперения (помимо звуков и слуха). Обоняние у нас развито плохо, поэтому мы не



Рис. 24.18. Осенью божьи коровки, повинаясь сигналам, сообщаемым феромонами, собираются в группы для зимовки.

придаем особого значения химическому каналу передачи информации, тогда как многие животные активно пользуются хемокоммуникацией. Многие млекопитающие, например собаки, метят свои территории, определяют настроение друг друга, разыскивают пищу и полового партнера с помощью запахов. (У людей даже нет общепринятого слова для обозначения отсутствия обоняния, подобно «глухоте» или «слепоте».) Животные многих видов используют для общения друг с другом особые вещества — *феромоны* (рис. 24.18). (Мы вынуждены судить о функциях того или иного феромона по тому, оказывает ли он какое-либо влияние на поведение животного, ибо мы не можем судить об истинных «намерениях» других животных.) Самки моли выделяют феромоны, привлекающие самцов; муравьи метят феромонами тропы, чтобы другие особи, ориентируясь по меткам, могли обнаружить источники пищи.

Акустическая коммуникация может быть достаточно сложной, даже если она и не связана с общением посредством языка, который для нас является наиболее существенным путем передачи информации. Звуки, издаваемые сверчками, лягушками или комарами, несут две основные функции: они сообщают слушателю, принадлежит ли издающий звук особь к тому же виду или нет, и помогают партнерам найти друг друга в брачный сезон.

Сигналы тревоги, феромоны, речь и брачные демонстрации, видимо, сформировались в процессе эволюции главным образом как средства общения между особями. Другие сигналы животных, например электрические поля рыб и ультразвуковые сигналы китообразных, тоже включаются в систему коммуникации. Однако эволюционное развитие этих сигналов было, вероятно, связано с другой их функцией — они позволяли животному обнаруживать окружающие объекты.

Социальная организация у медоносной пчелы. Многие виды насекомых характеризуются той или иной степенью социальности, но наиболее сложными и хорошо изученными являются сообщества медоносных пчел и муравьев. В качестве единицы социальной организации здесь выступает семья. Пчелиная семья обычно состоит из размножающейся самки (матки) и ее дочерей. (Самцы появляются лишь время от времени, и их вклад в жизнь семьи ограничивается оплодотворением новых маток.) Семья контролирует развитие потомства матки, определяя таким образом «касту», к которой будет относиться каждая новая особь. Колония медоносных пчел может включать до 80 000 особей, организованных в сообщество при помощи феромонов. Самка спаривается только однажды, но сохраняет в организме сперматозоиды, которыми оплодотворяются сотни яиц, откладываемых ею за 7–8 лет жизни. Из яиц вылупляются личинки, заботу о которых принимают на себя рабочие пчелы. Когда численность колонии превышает определенные пределы, матка откладывает неоплодотворенные яйца, из которых развиваются трутни (фертильные самцы), в дальнейшем оплодотворяющие маток новых колоний. Путь же развития оплодотворенного яйца — до матки или до рабочей пчелы — определяется составом пищи, которую получает личинка. В первые две недели жизни рабочая пчела обычно исполняет роль няньки, подготавливая камеры для новых личинок и занимаясь их кормлением. После этого круг ее обязанностей меняется: она чистит соты, выделяет необходимый для их строительства воск и охраняет улей. Последние 5–6 недель жизни пчела собирает нектар и пыльцу вне улья.

Как и следовало ожидать, такая сложная общественная организация у медоносных пчел предполагает активное использование развитой системы коммуникации. Карл фон Фриш, удостоенный Нобелевской премии совместно

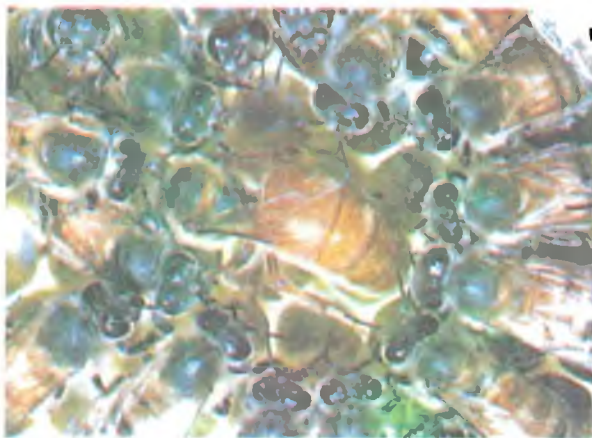


Рис. 24.19. Страницы жизни медоносной пчелы. *Вверху слева.* Рабочие пчелы вокруг матки (в центре фото) (Carolina Biol. Supply Comp.). *Вверху справа.* Пчела-вентилятор. Стоя на передних лапках, пчела крыльями распыляет феромоны, выделяемые железой, расположенной на брюшке (Biophoto Associates). *Внизу слева.* Пчела-фуражир за работой (Carolina Biol. Supply Comp.). *Внизу справа.* Рой пчел на дереве (Biophoto Associates, N. H. P. A.).

с Н. Тинбергеном и К. Лоренцом, обнаружил, что пчела-фуражир, вернувшись после успешного полета, «танцует» на сотах; этот танец мобилизует других пчел на полет за взятком и указывает им, как найти новый источник пищи. Феромоны помогают пчелам отличать собственный улей от всех прочих, а также служат «дорожными знаками» и сигналами тревоги. Феромоны, выделяемые маткой, регулируют поведение рабочих пчел таким образом, что они держат всех личинок на «диете», приводящей к развитию только рабочих пчел; поэтому в улье бывает всегда только одна матка. Так продолжается до тех пор, пока улей не станет перенаселенным. Тогда матка прекращает секре-

тировать этот феромон, и рабочие пчелы начинают выращивать фертильных самок. В конце концов новые самки покидают родной улей, выделяя при этом специальный феромон, привлекающий рабочих пчел. Рой находит себе временное пристанище, где может оставаться несколько дней, пока разведчики подыскивают подходящее место. Вернувшись, разведчики «танцем» указывают расположение места, пригодного для заселения. Энергичность танца свидетельствует о достоинствах найденного гнезда. Его осматривают и другие рабочие пчелы, и со временем, когда все разведчики «выскажутся» в пользу одного и того же места, рой перемещается туда. Подобный метод принятия единодушного решения удивительно напоминает некоторые действия людей.

Социальные структуры у позвоночных. У большинства позвоночных, подобно пчелам и муравьям, группы состоят из особей, объединенных родственными связями, однако организация таких групп совершенно иная. Обычно группа состоит из лидера (как правило, самца), его самок и их потомства. Члены групп у позвоночных способны идентифицировать каждую особь в группе, что, вероятно, не под силу насекомым.

Индивидуальные качества в значительно большей степени влияют на роль особи в группе позвоночных, чем у насекомых. В иерархии доминирования у позвоночных ранг особи может снижаться с возрастом или в результате прогрессирующей слабости животного. В одном стаде павианов, например, смену лидера наблюдали 5 раз за 2 года. Однако положение в иерархии определяется не только размером и боеспособностью особи. У многих видов (вероятно, у большинства приматов) высокий социальный ранг матери обеспечивает ее потомству первые шаги вверх по иерархической лестнице (так как самки борются за привилегии своих детенышей, и эффективность этой борьбы тем выше, чем выше ранг матери).

Адаптивное преимущество социальной иерархии заключается, по всей вероятности, в том, что она частично спасает от вредной конкуренции между родственниками (например, от сражений) и обеспечивает такой способ распре-



Рис. 24.20. Группы у многих общественных животных, как и у этих индийских обезьян, организованы по принципу иерархии доминирования. Доминирующая особь имеет право первой

выбирать себе партнера, пищу и все остальное. Положение особи в иерархии может меняться в течение года несколько раз.

деления, что в периоды голода (или недостатка любых других ресурсов) часть особей получает достаточно пищи, чтобы выжить. В противном случае, когда все особи влачат полуголодное существование, группа может оказаться на грани гибели, как это бывает у пчел. В группах, состоящих из кровных родственников, отбор может идти в направлении проявлений альтруизма: если генотипы особей близки, то животное, своей гибелью способствующее выживанию родича, реально обеспечивает тем самым сохранение своих генов в будущих поколениях. С точки зрения эволюционного успеха самцы представляют несколько меньшую ценность, чем самки (так как именно самки выращивают потомство), поэтому в периоды голода в первую очередь страдают самцы низкого социального ранга: они либо погибают от истощения, либо изгоняются из группы.

Социальные организации животных, как и все в живой природе, отбирались в эволюции постольку, поскольку они способствовали успеху размножения. Волк или морской слон, например, могут оставить больше потомков, будучи членами примитивной социальной структуры, чем отдельная особь. Коль скоро такая структура возникла, начинается отбор в направлении совершенствования взаимодействий при охоте, обороне и выращивании потомства, а также коммуникации, без которой взаимодействие невозможно.

Краткое содержание главы

Диапазон форм поведения, которые могут возникнуть у данного животного, определяется его генотипом. Но большинство форм поведения, как врожденных, так и приобретенных, не могут нормально развиваться, если в соответствующие периоды жизни животного они не будут подвергаться воздействию определенных факторов внешней среды. Таким образом, нормальное становление поведения требует взаимодействия генома и окружающей среды.

Непосредственной причиной этого или иного поведенческого акта является воздействие стимула, вызывающего этот акт. В эволюционном аспекте отмечается тенденция к превращению поведенческих актов, способствующих выживанию, во врожденные, т.е. закрепленные в структуре нервной системы (или в нервной системе фиксируется склонность к научению таким актам). Научение требует затрат времени и энергии, и этот механизм «приберегается» для тех форм поведения, которые должны меняться в соответствии с изменениями условий среды. Многие формы поведения, как врожденные, так и приобретенные, программируются в нервной системе в виде стереотипных актов, которые запускаются стимулом и контролируются лишь небольшим числом нейронов; такие акты осуществляются практически без обратной связи от органов чувств.

Животные постоянно сталкиваются со множеством стимулов, которые либо вызывают, либо не вызывают ответы. Это зависит от физиологического состояния животного и от того, сознательно или бессознательно оно оценивает каждый стимул. Конфликтное поведение, часто проявляющееся в брачных и территориальных демонстрациях, может быть истолковано как результат взаимодействия двух или более взаимоисключающих мотиваций.

Большинство животных редко либо вообще никогда не вступают в кооперативные отношения с другими особями своего вида, но в некоторых случаях, особенно среди насекомых и позвоночных, эволюция привела к появлению подлинной социальной организации. Группы состоят из генетически род-

ственных особей. У общественных видов коммуникация между особями достигает наибольшего развития. Медоносные пчелы используют в качестве каналов передачи информации феромоны и «танцы»; эти два способа общения помогают пчеле опознавать свой улей и сестер, сообщать об источниках пищи и определять, как выращивать личинок. Яйца в улье откладывает только матка, а выделяемые ею феромоны регулируют поведение ее дочерей – рабочих пчел.

Для групп позвоночных характерно наличие иерархии; иерархический ранг особи определяет ее доступ к ограниченным ресурсам. Группа служит для особи защитой; члены группы взаимодействуют при поиске пищи, выращивании потомства, защите группы и ее территории (если таковая имеется) и при отражении атак хищников.

Проверьте себя

1. Верно ли, что если поведение формируется только после предъявления соответствующего стимула, то это приобретенное поведение?
2. Преимущество поведения, формирующегося в результате научения, состоит в том, что оно:
 - а) быстро осуществляется;
 - б) осуществляется каждый раз одинаково;
 - в) обеспечивает ответы в изменяющихся условиях среды;
 - г) осуществляется верно с первого раза;
 - д) не занимает места в генетической программе организма.
3. Какие из перечисленных характеристик *не относятся* к территориальному поведению?
 - а) оно ограничивает деятельность животного определенной территорией;
 - б) оно не дает части особей вида возможности использовать ресурсы определенной территории;
 - в) оно проявляется в ответ на появление других животных того же вида;
 - г) оно обычно предотвращает серьезные столкновения между особями одного вида;
 - д) ни одна из приведенных характеристик.
4. Верно ли, что иерархия доминирования служит главным образом для распределения ресурсов в группе без кровопролития?
5. Конфликт в брачном поведении проявляется из-за того, что
 - а) партнеры часто дерутся;
 - б) партнеры не всегда могут «договориться» о том, какое место больше подходит для гнезда;
 - в) партнеры испытывают влечение друг к другу, но обычно не позволяют другому животному подойти настолько близко, как того требует спаривание;
 - г) каждое животное должно выбрать для спаривания наилучшего партнера среди всех особей противоположного пола;
 - д) партнеры конкурируют из-за пищевых ресурсов на ограниченной территории.

Вопросы для обсуждения

1. Что общего между иерархиями доминирования и территориальным поведением? Каковы преимущества жизни в группе, организованной по иерархическому принципу, по сравнению с жизнью в паре (с потомством) на определенной территории?
2. Напоминает ли человеческое общество социальные группы позвоночных, описанные в этой главе? Какие признаки иерархии доминирования вы видите в окружающем вас обществе?

Приложение

Классификация организмов

Царство Monera

Прокариотические клетки, в которых генетический материал не отделен от цитоплазмы ядерной мембраной; имеется клеточная стенка; клетки либо одиночные, либо образуют небольшие группы, либо объединены в короткие нити.

Бактерии

Клетки имеют форму шаров (кокков), палочек или спиралей; гетеротрофные, хемосинтезирующие или фотосинтезирующие организмы; некоторые способны к фиксации азота. Примеры: *Escherichia coli* (обитает в кишечнике человека); *Clostridium botulinum* (вызывает ботулизм); *Neisseria gonorrhoeae* (вызывает гонорею).

Цианобактерии

Клетки образуют группы или нити. В основном фотосинтезирующие организмы, некоторые способны к фиксации азота. Примеры: *Oscillatoria* (в загрязненных водах), *Nostoc*.

Царство Protista

Эукариотические клетки, одиночные или образуют колонии; клеточная стенка имеется или не имеется; гетеротрофные (простейшие) или фотосинтезирующие (одноклеточные водоросли) организмы. Примеры: диатомовые водоросли, динофлагеллаты, амёбы, парамеции.

Царство грибов (Fungi)

Эукариотические организмы; по большей части представляют собой многоклеточные нити, некоторые — одиночные клетки; клеточная стенка обычно имеется; гетеротрофные организмы, являющиеся либо редуцентами, либо ведущие паразитический образ жизни. Примеры: разнообразные плесени, ложная мухнстая роса, шляпочные грибы, трутовики, трюфели, ржавчинные грибы, головневые грибы.

Царство растений (Plantae)

Эукариотические организмы в большинстве своем многоклеточные, некоторые одноклеточные; имеется клеточная стенка; главным образом фотосинтезирующие организмы.

Водоросли

Многоклеточные водные растения, не имеющие многоклеточных органов размножения, и родственные одноклеточные формы (водорослями называют также фотосинтезирующих протистов). Примеры: *Fucus* и другие бурые водоросли, «ирландский мох» (кладония), *Ulva*.

Мхи и печеночники

Растения с многоклеточными репродуктивными органами, не имеющие проводящих тканей; распространены главным образом во влажных местообитаниях. Пример: сфагнум.

Плауновидные и хвощевидные

Сосудистые растения с мелкими листьями; репродуктивный цикл сходен с репродуктивным циклом у папоротников: чередование сосудистого спорофита и несосудистого гаметофита. Примеры: плаун, хвощ (с членистым стеблем).

Папоротники

Сосудистые растения с крупными листьями; размножаются с помощью спор. Чередование сосудистого спорофита и несосудистого гаметофита.

Голосеменные

Сосудистые растения с деревянистым стеблем, размножающиеся с помощью семян; семязачатки не заключены в полость завязи. Примеры: гинкго, хвойные.

Цветковые растения

Сосудистые растения, травянистые или с деревянистым стеблем; репродуктивные органы находятся в цветке. Семена развиваются в более или менее замкнутой завязи, образованной плодолистиками. Примеры: плодовые деревья, травы, злаки и др.

Царство животных (Animalia)

Многоклеточные гетеротрофные организмы с многоклеточными органами размножения.

Губки

Неподвижные животные, стенка тела которых пронизана порами; через эти поры в полость тела поступает вода, из которой животное процеживает пищевые частицы; в основном морские формы.

Кишечнополостные (Cnidaria)

Прикрепленные (полипы) или свободноплавающие (медузы) формы; хищники; ротовое отверстие окружено щупальцами, несущими стрекательные клетки; в основном морские формы. Примеры: морские анемоны, коралловые полипы, гидра, медузы.

Плоские черви

Животные с плоским телом, характеризующиеся двусторонней симметрией; имеется ротовое отверстие, но нет анального; имеются мышечные слои, выделительная и нервная системы; главным образом морские и пресноводные формы. Примеры: планарии, лентецы, сосальщики.

Круглые черви

Черви, имеющие в поперечном сечении округлую форму, однако тело их не разделено на сегменты; имеют ротовое и анальное отверстия; полость между кишкой и стенкой тела не является истинным целомом; морские, пресноводные или наземные формы. Примеры: почвенные нематоды, кишечные паразиты домашних животных и человека.

Кольчатые черви

Черви, тело которых разделено на повторяющиеся сегменты; имеются настоящий целом и кровеносная система; населяют морские, пресноводные или влажные наземные местообитания. Примеры: пескожил, морские многощетинковые черви, дождевой червь, нияки.

Моллюски или мягкотелые

Животные с мягким телом, обычно с двустворчатой или одностворчатой наружной твердой раковиной; имеется мускулистая нога; населяют морские, пресноводные или влажные наземные местообитания. Примеры: ракушки, устрицы, мидии, улитки, голожаберные моллюски, слизни, осьминоги, кальмары.

Членистоногие

Животные с наружным скелетом и членистыми конечностями, модифицированными для выполнения различных функций; морские, пресноводные или наземные формы. Примеры: ракообразные (крабы, омары, креветки), насекомые, пауки, клещи, многоножки.

Иглокожие

Животные с известковым скелетом, заложенным в соединительнотканном слое кожи, и амбулаторной системой; обычно характеризуются пятилучевой симметрией; морские формы. Примеры: морские звезды, морские ежи, офиуры, голотурии.

Позвоночные

Животные, имеющие позвоночник, состоящий из отдельных позвонков; сохраняются остатки хрящевой хорды; на определенной стадии развития имеются глоточные жаберные щели.

Бесчелюстные

Животные с длинным змеевидным телом, не имеющие челюстей; скелет хрящевой; каждый жаберный мешок открывается самостоятельным отверстием на поверхности тела; плавники непарные. Миноги и миксины.

Хрящевые рыбы

Рыбы с хрящевым скелетом; челюсти оснащены зубами, с каждой стороны тела открывается по 5–7 жаберных щелей; хвостовой плавник несимметричный; грудные и брюшные плавники парные; в основном морские формы. Акулы и скаты.

Костные рыбы

Рыбы, имеющие костный скелет; на каждой стороне головы непарная наружная жаберная крышка закрывает жаберную полость; парные грудные и брюшные плавники; морские и пресноводные формы. Примеры: морские и пресноводные окуни, карп, форель, морской конек, мурена.

Амфибии

Позвоночные, имеющие водных личинок (головастиков); взрослые формы могут вести водный или наземный образ жизни; тонкая влажная кожа обычно лишена чешуи; когтей нет; личинки дышат жабрами и кожей; населяют пресноводные и влажные наземные местообитания. Лягушки, жабы, саламандры, тритоны.

Пресмыкающиеся

Позвоночные животные с сухой, покрытой чешуями кожей. Пальцы конечностей снабжены когтями; самки откладывают покрытые плотной оболочкой яйца на суше или вынашивают молодь в полости тела; морские пресноводные или наземные формы. Черепахи, ящерицы, змеи, крокодилы.

Птицы

Позвоночные животные, покрытые перьями; передние конечности превратились в крылья или плавники. Задние конечности покрыты чешуями; пальцы снабжены когтями; челюсти модифицированы в роговой клюв; зубов нет. Самки откладывают яйца на суше и насиживают их, согревая теплом собственного тела; населяют морские, пресноводные и наземные местообитания.

Млекопитающие

Позвоночные, покрытые волосами. Детеныши обычно развиваются в утробе матери; после рождения мать вскармливает их молоком, выделяемым млечными железами; морские и наземные формы (некоторые добывают пищу в воде). Примеры: зайцы, кролики, летучие мыши, киты, крупный рогатый скот, кошки, собаки, обезьяны, человек и т. д.

Ответы на раздел „Проверьте себя“

ГЛ. 2. ЭВОЛЮЦИЯ

1. в. Эволюционировать могут только популяции или их признаки, но не отдельные особи.
2. г.
3. д.
4. Особи с относительно более длинной шеей могли ощипывать листья с веток, расположенных на большей высоте, а поэтому у них было больше шансов выжить и оставить потомков, когда у поверхности земли пищи было мало. Эти особи передавали гены, детерминирующие такой признак, как более длинная шея, своим потомкам. Такой отбор на протяжении многих поколений привел к развитию длинной шеи.
5. б. В отличие от других перечисленных групп, тараканы испытывают сильное давление отбора.
6. г.

ГЛ. 3. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

1. Протисты
2. 1. д.
2. б.
3. в.
4. г.
5. а.
6. ж.
3. 1. б.

2. в.
3. д.
4. ж.
5. г.
6. а.
7. в.

4. Различия в строении тела

<i>Амфибии</i>	<i>Рептилии</i>
Отсутствие когтей	Когти на пальцах
Отсутствие чешуи	Кожа покрыта чешуей
Ноги расположены по бокам тела	Ноги расположены под телом
Кости тонкие	Кости массивные

Различия в способе размножения

<i>Амфибии</i>	<i>Рептилии</i>
Яйца без скорлупы	Яйца покрыты водонепроницаемой скорлупой
Яйца откладываются в воду	Яйца откладываются на суше

5. Пыльца распространяется при помощи ветра; семена содержат многоклеточный зародыш и запас питательных веществ и покрыты защитной оболочкой.
6. Пища для человека и животных: экстракты используются для приготовления разных блюд (мороженое, желе, пудинги); экстракт (агар) используется

в лаборатории в качестве среды для роста микроорганизмов.

7. б.

ГЛ. 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

1. а.

2. б.

3. Сначала появляются низкорослые «странствующие» растения; затем их сменяют более высокие многолетние растения, за которыми следуют кустарники и первые деревья и, наконец, климатические виды деревьев.

4. Они находятся далеко друг от друга; климат в этих местах одинаковый и оказывает одинаковое селективное давление (в данном случае вследствие очень скудных осадков здесь могут расти только травянистые растения).

5. Волк и сумчатый волк — единственные из перечисленных здесь сходных организмов, населяющих сходные, но очень удаленные друг от друга области.

ГЛ. 5. ЭКОСИСТЕМЫ

1. Высвобождать питательные вещества из мертвых организмов и отходов в такой форме, в какой они могут быть использованы растениями.

2. Солнечный свет.

3. См. схему 1.

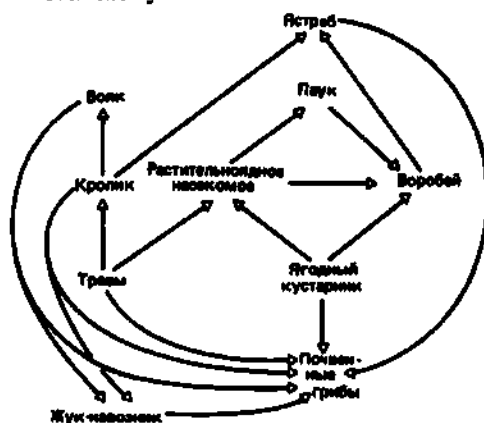


Схема 1

4. а. (Трофический уровень соответствует числу звеньев пищевой цепи, отделяющих его от первичного источника энергии — Солнца.)

5. б.

6. в.

7. Проверьте свой ответ, сопоставив его с рис. 5.12. Не забудьте включить в состав атмосферы двуокись углерода, а в схему — продуцентов, редуцентов, консументов.

8. в.

9. а.

10. в.

ГЛ. 6. ПОПУЛЯЦИИ

1. б.

2. г.

3. в.

4. См. схему 2.

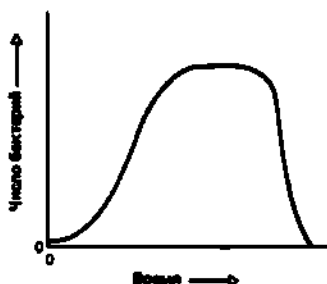


Схема 2

5. б.

6. Специализированных хищников.

7. в.

ГЛ. 7. ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЭКОЛОГИЯ

1. б.

2. г.

3. Верно.

4. в.

5. г.

6. б.

ГЛ. 8. ЭВОЛЮЦИЯ И РАЗМНОЖЕНИЕ

1. б.

2. Благоприятны (в первом случае), не-

благоприятны (во втором).

3. в
4. г.
5. а.
6. г.

ГЛ. 9. ХИМИЯ ЖИЗНИ

1. Атом натрия и ион натрия отличаются друг от друга по числу электронов и по наличию или отсутствию электрического заряда. У иона натрия на один электрон меньше. Атом натрия не имеет электрического заряда. Ион натрия несет электрический заряд (+1).

2. а.
3. Ковалентная
4. Ковалентными

5. а.
6. а. H_2O
б. $NaCl$
в. CO_2
г. O_2

7. б.

8. г.

9. а. Углеводы

б. Липиды

в. 1. Биокатализаторы (ферменты)

2. Структурные элементы и т.
(см. табл. 9.2)

г. Нуклеиновые кислоты

д. 1. Хранение генетической информации (ДНК)

2. Участие в синтезе белка (РНК)

3. Источник энергии для химических реакций

10. в.

ГЛ. 10. ЖИЗНЬ КЛЕТКИ

1. 1. д.
2. г.
3. б.
4. ж.
5. в.
6. м.
7. з.
8. а.
9. и.
10. к.
2. 1. Во всех

2. У прокариот

3. У растений и прокариот

4. Во всех

5. У животных и растений

3. в.

4. а. Вода переходила из клеток лягушки в более концентрированный внешний раствор, которым пользовались студенты. Клетки гибли, а потому погибла и сама лягушка.

б. Осмос

в. Нет. Для воды не существует переносчика; она свободно проходит через мембраны.

5. а.

6. а, а, б, е

ГЛ. 11. ФОТОСИНТЕЗ

1. б.

2. 1.

3. 1. б.

2. а.

3. б.

4. в.

4. 1. в.

2. а.

3. г.

4. б.

5. в.

6. а

5.

6.

ГЛ. 12. КЛЕТОЧНОЕ ДЫХАНИЕ

1. б.

2. а.

3. г.

4. а.

5. в.

6. 2, $23/25 \times 100\% = 92\%$

ГЛ. 13. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ

1. б.

2. В современной атмосфере содержится около $20\% O_2$; в те дни, когда на Земле

мле зарождалась жизнь, атмосфера содержала очень мало O_2 .

3. 1. Органические мономеры. 2. Полимеры. 3. Брожение. 4. Фотосинтез. 5. Дыхание.
4. Благоприятной была открывавшаяся возможность усиленно размножаться, поскольку организмы теперь уже не зависели от образования питательных веществ в окружающей их среде небиологическим путем, а могли синтезировать эти питательные вещества сами. Угрозу таило в себе разрушительное действие кислорода (побочного продукта фотосинтеза).
5. Недостаток питательных веществ породил сильное давление отбора: теперь селективное преимущество получили организмы, обладавшие способностью к тому или иному виду автотрофного питания.

ГЛ. 14. ДНК

1. а.
2. в.
3. г.
4. 1. Тимин (Т)
2. Гуанин (Г)
3. Аденин (А)
5. а. Старую ДНК
б. Новую ДНК
в. В первой новой генерации молекул ^{15}N и ^{14}N содержались в одних и тех же молекулах, а во второй новой генерации одна половина молекул содержала как ^{15}N так и ^{14}N , а другая — только ^{14}N .

ГЛ. 15. СИНТЕЗ БЕЛКА И ГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ

1. г.
2. а. мРНК: А У Г У У Ц
А У Г А А — Ц А А А Г
А А
Мет—Фен—Мет—Асп—Лиз—Глу
б. мРНК: А—У—Г—Ц А А Ц
Г—А—Ц—Г—Г—А—Ц—Г—Г—Ц Ц
Мет—Гли—Арг—Арг—Тре—Ала

3. в.
4. 1. мРНК присоединяется к рибосоме.
2. тРНК доставляет первую аминокислоту и связывается с первым кодоном.
3. Другая тРНК доставляет вторую аминокислоту и связывается со вторым кодоном.
4. Первая аминокислота присоединяется ко второй аминокислоте, на второй тРНК.
5. Освободившаяся первая тРНК отделяется, а мРНК и вторая тРНК перемещаются на рибосоме, в результате чего на соответствующее место на рибосоме становится третий кодон.
6. С третьим кодоном связывается тРНК, несущая аминокислоту, определяемую этим третьим кодоном.
7. Растущая цепь аминокислот присоединяется к вновь прибывшей аминокислоте, которая все еще остается связанной со своей тРНК.
8. Этапы 5–7 повторяются поочередно с каждой аминокислотой до тех пор, пока на мРНК не будет достигнут стоп-кодон.

5. а.
6. г.

ГЛ. 16. МЕНДЕЛЕВСКАЯ ГЕНЕТИКА

1. а. Оба являются гетерозиготами Tt .
б. $\frac{3}{4}$ осязающих $\frac{1}{4}$ неоссязающих (= 3 осязающих 1 неоссязающий = 0,75 осязающих : 0,25 неоссязающих и т.д.)
все осязающие $\frac{1}{2}$ осязающих $\frac{1}{2}$ неоссязающих
2. а. Ген нормальных крыльев доминантен, а ген укороченных крыльев рецессивен.
б. Оба родителя были гетерозиготами, с одним геном нормальных крыльев и одним геном укороченных крыльев.
3. $\frac{1}{2} \times 80 = 40$ ($\frac{1}{2}$ потомства, т.е. 40 из 80) получит от отца ген нормальных крыльев.

4. а. $\frac{1}{2} \times 500 = 250$

6. $\frac{1}{4} \times 500 = 125$

5. а. Снифль: вероятно гомозиготен по нормальной окраске шерсти (которая должна быть доминантной)

Вискерс: несомненно гетерозиготен, поскольку в его потомстве имелись особи как с белой, так и с нормальной окраской шерсти

Эсмеральда: гомозиготна по гену альбинизма, поскольку этот рецессивный ген экспрессируется в ее фенотипе

- б. $\frac{3}{4}$ с шерстью нормальной окраски и $\frac{1}{4}$ альбиносы
- в. $\frac{1}{2}$ с шерстью нормальной окраски и $\frac{1}{2}$ альбиносы
6. Сначала ему следует повязать своего кобеля с суками, о которых известно, что они являются носителями гена атрофии сетчатки. Если среди щенят окажутся слепые, это будет означать, что кобель в качестве производителя не годится, будучи сам носителем этого гена. Отсутствие слепых среди щенят полной гарантии не дает: может быть, по счастливой случайности ни один щенок просто не унаследовал ген атрофии сетчатки от отца. Однако, чем больше будет число нормальных щенят, тем больше и вероятность того, что кобель не является носителем данного гена.

7. А.

	BS	Bs	bS	bs
Bs	BBSs	BBss	BbSs	Bbss
bs	BbSs	Bbss	bbSs	bbss

Б

	BS	Bs
Bs	BBSs	BBss
bs	BbSs	Bbss

В

	BS	Bs	bS	bs
bs	BbSs	Bbss	bbSs	bbss

д. $\frac{1}{2}$

8. а. $\frac{3}{16}$

б. $\frac{3}{16}$

в. $\frac{9}{16}$

9. а. 480

б. 160

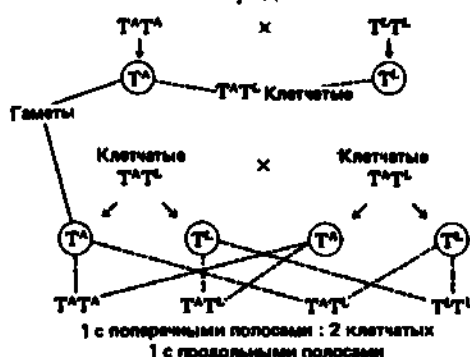
в. 40

10. а. $\frac{1}{8}$

б. $\frac{1}{8}$

в. $\frac{3}{8}$

11. Примем:
- T^A
- поперечные полосы
-
- T^L
- продольные полосы



12. а. Клеверное поле:
- $\frac{1}{2}$
- чалые,

$\frac{1}{2}$ белые

Люцерновое поле: $\frac{1}{2}$ красные,

$\frac{1}{2}$ чалые

Кукурузное поле: $\frac{1}{4}$ красные,

$\frac{1}{2}$ чалые, $\frac{1}{4}$ белые

- б. Масть быка не имеет значения: в любом случае
- $\frac{1}{2}$
- телят будут чалыми

13. а. $\frac{1}{4}$

б. $\frac{1}{2}$

в. $\frac{1}{4}$

г. $\frac{3}{16}$

д. $\frac{1}{8}$

14. а. Гены сцеплены.

б. У самки гены черной окраски тела и нормальных крыльев находились в одной хромосоме, а гены нормальной окраски тела и миниа-
турных крыльев — в другой, ее гомологе. О таком расположении свидетельствует большое число потомков с комбинациями «черная окраска тела + нормальные крылья» и

«нормальная окраска тела + минатюрные крылья».

15. Гены по всей вероятности не сцеплены. На это указывает тот факт, что все четыре возможных фенотипа представлены приблизительно равным числом потомков.

ГЛ. 17. ТИПЫ НАСЛЕДОВАНИЯ И ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ

1. а. $\frac{1}{4}$
б. 50% нормальные : 50% с брахидактилией
2. а. Желтые мыши гетерозиготны.
б. Ген желтой окраски в гомозиготном состоянии летален.
в. Гомозиготная желтая мышь погибает на стадии зародыша и погибший зародыш в теле матери рассасывается.
г. Надо скрестить желтую мышь и, прооперировав ее на ранних стадиях беременности, продемонстрировать наличие мертвых зародышей.
3. а. $I^A i$
б. $I^B i$
в. $I^A i$ или $I^A I^B$
г. $I^B i$
д. $I^A I^A$ или $I^A i$ или $I^A I^B$
е. $I^A i$
ж. $I^A i$, $I^B i$ или ii
з. $I^A i$
и. $I^B i$
4. Мистер М. может быть отцом ребенка. Суд должен для решения вопроса об отцовстве привлечь другие данные.
5. $\frac{1}{4}$ здоровые дочери : $\frac{1}{4}$ дочери-носители гемофилии : $\frac{1}{4}$ здоровые сыновья : $\frac{1}{4}$ сыновья, страдающие гемофилией.
6. Если мать ребенка является носителем гемофилии или страдает гемофилией.
7. а. Мать: X-хромосомы гомозиготны по цветовой слепоте.
Отец: Ген нормального зрения в X-хромосоме плюс одна Y-хромосома.
б. $\frac{1}{2}$
в. $\frac{1}{4}$

8. 2 самки : 1 самец

9. Это неверно. Склонность к облысению не сцеплена с полом, поэтому она может быть унаследована как от матери, так и от отца.

ГЛ. 18. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ РАСТЕНИЙ

1. б.
2. а. Устьице
б. Ксилема
в. Флоэма
г. Замыкающие клетки
д. Кутикула
3. а.
4. а. Служат запасом минеральных питательных веществ. Удерживает воду.
б. Необходим для дыхания корней.
в. Высвобождают минеральные элементы из органического материала.
г. Служит запасом питательных веществ; улучшает структуру почвы.
5. г.
6. Флоэма
7. д.

ГЛ. 19. РАЗМНОЖЕНИЕ И РОСТ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

1. в.
2. Тычинках
Рыльце пестика
Пыльцевой трубки
Семязачатке
Завязи
Оплодотворением
Зародыш
Кожурой семени
Семязачатка
Тканью плода
Завязи
3. б.
4. а—г—в—б
5. а. Обеим
б. Обеим
в. Двудольным
г. Двудольным
д. Однодольным

6. а.
7. г.
8. б.

ГЛ. 20. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА

1. 1. з.
2. и.
3. г.
4. в.
5. а.
6. д.
7. ж.
2. д—з—с—и—а—ж—в.
3. Ядер
Цитоплазмы
Яйцеклетки
Сперматозоиды
4. Дробление
Нейруляция
Гастрюляция

ГЛ. 21. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВАРЕНИЕ

1. 1. с.
2. а.
3. а., б., в.
4. в.
5. г.
6. б.
7. с.
2. в.
3. д.
4. в.
5. а

ГЛ. 22. ВНУТРЕННЯЯ СРЕДА ОРГАНИЗМА

1. а. Выделительная
б. Лимфатическая
в. Дыхательная
г. Кровеносная

2. б.
3. г.
4. а.
5. а.
6. г.
7. а.
8. Двуокись углерода: а
Вода: а, б, в.
Соли: б, в.
Сахара: в.
Гормоны: в.
Пряности: а., в
9. б.
10. в.
11. а.

ГЛ. 23. КООРДИНАЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ У ЖИВОТНЫХ

1. а.
2. б.
3. г.
4. г., д.
5. Проверьте ответ по рис. 23.4.
6. Палочки и колбочки
7. в.
8. б.
9. д.
10. г., е., д., а., в., б.
11. б.
12. д.
13. а., г., д., б., е., в.
14. Гипоталамус
Гипофизом
Гормоны
Кровяное русло

ГЛ. 24. ПОВЕДЕНИЕ

1. Неверно
2. в.
3. д.
4. Верно
5. в.

Литература

Сочинения общего характера, затрагивающие разные проблемы биологии

Витти К., Демье В. Биология (биологические процессы и законы). М., «Мир», 1974
Либберт Э. (ред). Основы общей биологии. (Авторы Гюнтер Э., Кемпфе Л., Либберт Э., Мюллер Х., Пендлин Х.) М., «Мир», 1982.

Медовар П., Медовар Дж. Наука о жизни. Современные концепции в биологии. М., «Мир», 1983.

Слюсарев А. А. Биология с общей генетикой, изд. 2-ое. М., «Медицина», 1978.

Часть 1-ая. Эволюция и экология

Берман Э. И., Зеликман А. Л., Потчинский В. И., Полянский Ю. И. История эволюционных учений в биологии. Л., «Наука», 1966

Верзилин Н. Н., Верзилин Н. Н., Верзилин Н. М. Биосфера, ее настоящее, прошлое и будущее. М., «Просвещение», 1976.

Герштейнский А. Б. Дарвинизм. М., «Просвещение», 1985.

Дарвин Чарлз. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. Личное издание. (Первое английское издание 1859; первое русское в переводе С. А. Рачинского 1864 г.)

Завидский К. М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.

Каминский М. М. Эволюция биосферы. М., «Наука», 1974.

Константинов А. В. Основы эволюционной теории, изд. 2-ое. Минск, «Высшая школа», 1979.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1974.

Майр Э., Айата Ф., Дикерсон Р., Шонф У., Валентин Дж., Мэй Р. Мейнард Смит Дж. Уилберн Ш., Левонкин Р. Эволюция. М., «Мир», 1981.

Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы. Л., изд. ЛГУ, 1979.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. И., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции, изд. 2-ое. М., «Наука», 1977.

Одум Ю. Основы экологии. М., «Мир», 1975.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М., «Мир», 1979.

Филиппенко Ю. А. Эволюционная идея в биологии, изд. 3-е. М., «Наука», 1977.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма, изд. 2-ое. М., «Наука», 1969.

Яблоков А. В., Остроумов С. А., Охрана живой природы (проблемы и перспективы). М., изд. «Лесная промышленность», 1983.

Часть 2-ая. Клетки

Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки в пяти томах. т. I—1986, т. II—1986 остальные в печати, М., «Мир».

Ткачев А. А., Харазова А. Д. Основы общей цитологии. Л., изд. ЛГУ, 1982.

Зенбуш П. Молекулярная и клеточная биология (в 3-х томах). М., «Мир», 1982 (1 том). Каппуччини П. Подвижность живых клеток. М., «Мир», 1982.

Ленинджер А. Основы биологии в 3-х томах. М., «Мир», 1985.

Свенсон К., Уэбстер Клетка. М., «Мир», 1980.

Ченцов Ю. С. Общая цитология. М., изд. МГУ, 1978.

Часть 3-ая. Генетическая информация

Герштейн С. М. Основы современной генетики, изд. 2-ое. Киев, «Наукова думка», 1983.

Дубинин Н. П. Общая генетика, изд. 3-е, 1986, М., «Наука», 1986.

Инге-Вечтомова С. Г. Введение в молекулярную генетику. М., «Высшая школа», 1983. «Молекулы жизни» в журнале «В мире науки» № 12, 1985 г.

Петров Р. В. Иммунология. М., «Медицина», 1983.

Часть 4-ая. Растения

Грант В. Видообразование у растений. М., «Мир», 1984.

Фукарек Ф. (редактор). Растительный мир Земли. М., «Мир», 1982.

Часть 5-ая. Животные

Бакст Дж. Гормоны животных. М., «Мир», 1986.

Винников Я. А. Эволюция рецепторов. Цитологический, мембранный и молекулярный уровни. Л., «Наука», 1979.

«Жизнь животных» в 6 томах. М., «Просвещение», изд. 1-ое, 1968; 1971 г.; изд. 2-ое, переработанное; в 1987 г. вышли 4 тома. Т. 3 (Насекомые), т. 4 (Рыбы), т. 5 (Амфибии и рептилии), т. 6 (Птицы). Остальные тома в печати.

Ткачев А. А. Основы сравнительной цитологии. Л., изд. ЛГУ, 1985.

Лэмб М. Биология старения. М., «Мир», 1980.

Митсон П. Регенерация: настоящее и будущее. М., «Мир», 1982.

Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. т. I Процессы морфогенеза на клеточном и организменном уровнях, т. II Внутренние и внешние факторы развития. Л., «Наука», 1978.

Тюкин Б. П. Общая эмбриология, изд. 3-е. М., «Высшая школа», 1977.

Уолес А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., «Наука», 1985.

Предметный указатель

- Автотрофность, происхождение 345
Автотрофы 296, 308
Агглютинация 561
Адаптация 21, 52
Адгезия 237
Аденин 358, 376
Аденозинтрифосфат (АТФ) 293, 294, 313, 324, 343, 606, 607, 609
 синтез 294, 295, 304, 324, 330
Адреналин 577, 597, 610
Аксон 592
Активный транспорт 267
 центр фермента 251
Актин 606, 607
Алкоголь как топливо 200
 подавление секреции антидиуретического гормона 577
Аллантоис 516
Аллергия 566
Альбинизм 430, 431
Альвеолы 568
Амеба 59, 272
Аминокислоты 248, 250
 метаболизм 327, 328
 незаменимые 396, 527, 528
Амнион 515, 516, 520
Амниоцентез 445, 516
Амфибии 71, 77, 645
 мозг 600, 601
 сравнение с рептилиями 78
Анальное отверстие, эволюционное происхождение 67
Анатоксин 563
Анафаза 285, 286
Андрогены 506
Анемия 554
Антибиотики, эволюция устойчивости к ним 35
Антиген 560
Антидиуретический гормон (вазопрессин) 576
Антикодон 381, 382
Антисыворотка 565
Антитела 560–562
Антоцианы 303
Антропоиды 183
Антропоморфизм 619
Аорта 556, 557
Апикальное доминирование 488
Артерии 551, 558
Атом 230
Атриовентрикулярный узел 609
АТФаза 295, 303
Ауксины 487, 488
Аутосомы 435
Ацетилкофермент А (Ацетил-КоА) 330
 в метаболических путях 327
 образование из пирувата 317, 318
Ацетилхолин 594, 597, 604

Бабочки, генотипическая изменчивость 26
 как опылители 498, 499
 ухаживание и спаривание 209, 219
Базальное тельце 278
Бактерии 53, 54, 642
 ископаемые 52
 размножение 283
 регуляция синтеза белка 384, 385
– серные 147
 симбиотические 539
 сравнение с грибами 93
 строение клетки 282
 трансформация 352, 353
 устойчивость к антибиотикам 35, 36
 фотосинтезирующие 54, 146, 346
 хемосинтезирующие 54
Белки 247–252
– денатурация 252
 метаболизм 327, 329
 происхождение 344
 синтез 380–383
 влияние антибиотиков 383
 регуляция 383–386
 структурные 248
 эволюция 395, 396
Белок-репрессор 384, 385

- Бентос 116
Березовая пяденица 32, 33
Беспозвоночные 62–71
Бесчелюстные 71–73, 645
Биномиальная номенклатура 99
Биологические методы борьбы с вредителями 191
Биолюминесценция 57
Биом 103, 116
Биомы мира (карта) 104
Биотин 528
Бластоцель 517
Бластула 517
Близнецы 514
 дизиготные (неидентичные) 514
 монозиготные (идентичные) 514
Блохи 97, 169
Большие и малые срамные губы 504
Ботулизм 55
Боуменова капсула 572
Брахияция 183
Брахидактилия 427
Брожение 314, 324–327, 330
 в мышцах 326, 327
 спиртовое 325, 326
Бронхиолы 568
- Вазопрессин 576
Вакуоли 278, 287
Вены 551
 варикозные 559
Верхушечная почка 485
Виды 32, 33
 происхождение 41–43
Вирус Эпштейна–Барр 392
Вирусы 354, 368
Вирусы и возникновение опухолей 391
 латентные 391
Витамины 528, 529
 жирорастворимые 529
Влагалище 503, 504
Внутренние часы 617, 618
Вода 236–240
 водородные связи 236
 капиллярные свойства 235
Водный обмен, регуляция 576
Водородные связи 233, 248
 между основаниями ДНК 358
Водоросли 56, 57, 60, 61, 642
 диатомовые 56, 57
 одноклеточные 56, 57
Воздушные мешки у птиц 80
 полости листьев 449, 459
 пузыри водорослей 60
Всасывание 535, 536
Вторичная сукцессия 120
- Вторичные половые признаки 506
Вульва 503
Выделительная система (органы выделения) 570–572
Вымирание 167
Вымывание 453
- Галапагосские острова 29, 30
Гаметофит 87, 643
Гаметы 206, 501
Ганглии периферические 598
Гастроваскулярная полость 531
Гастрюла 517
Гастрюляция 517, 522
Гемоглобин 248, 568
 эволюция 396, 397
Гемофилия 436, 437, 444
Генетическая информация 351
 поток 374
 происхождение 343–345
Генетический дрейф 40
 код 377–380
 вырожденный 379
Генная инженерия 364
Генофонд 25, 26
Гены 351, 375
 доминантные 405
 зависимые от пола 439
 и эволюция 24, 25
 летальные 427, 442
 рецессивные 427
 множественные 432
 модификаторы 442
 перекрывающиеся 380
 регуляторные 375
 регуляция 384–385
 рецессивные 405
 сцепление 416
 с полом 436, 439
 частота 25
 экспрессия 426, 439–441
Геотропизм 486, 487
Гербициды 489
Гетеротрофы 345
Гибридное поколение второе 406
 первое 406
Гибриды 403
 между видами 42
Гилротропизм 487
Гидрофобные взаимодействия 249
Гипервентиляция 570
Гипоталамус 602, 612
Гипофиз 576, 610, 612
Гистамин 554
Глаза 589, 590
Гликоген 243

- Гликолиз 315–317, 330
 - происхождение 343
- Гликопротеины 266
- Глицерол 245
- Глотка 531, 534, 567
- Глюкагон 611
- Глюкоза 242, 243, 331
 - выход энергии при дыхании 324
 - облегченная диффузия 267
- Годичные кольца 484
- Голландская болезнь вязов 83, 84, 165
- Головастик 78, 272
- Голосеменные 88, 89, 642
- Гомеостаз 550, 551, 570
 - поддержание 575, 576, 579
- Гоминиды 183, 184, 185
- Гомойотермные животные 581
- Гомункулус 15
- Гормоны, влияние на транскрипцию 386
 - и дифференцировка пола 435
 - линьки у насекомых 389
 - растений 470, 488, 490, 491
 - регуляция родов 509
- Грибы 92, 93, 642
 - значение 92, 93
 - сообщество с корнями 455, 456
- Группы крови системы ABO 432, 561
 - Rh 561
- Грызуны 81, 82
- Гуанин 358, 376
- Губки 63, 643

- Давление кровяное диастолическое 557
 - систолическое 557
- Дарвиновы выюрки 30, 41
- Дауна синдром 444, 445
- Двойная спираль 358
- Двуокись углерода, образование при дыхании 321
- Девственная плева (гимен) 503
- Дезоксирибоза 376
- Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) 253, 352–369
 - влияние излучения 371
 - как генетический материал 352
 - нуклеотидный состав 356
 - рекомбинантная 364, 366
 - получение инсулина 365, 366
 - репликация 359–361
 - дисперсивная 360, 361
 - консервативная 360, 361
 - полуконсервативная 360, 361
 - структура 356–359
- Дендриты 592
- Диабет несахарный 577
 - сахарный 577
- Диафрагма 569
- Динитрофенолы, перфорация митохондриальных мембран 324
- Динозавры 212
- Динофлагеллаты 57
- Диоксин 489
- Дисахариды 243
- Диссоциация 240
- Дифференцировка клеток 389–390
 - пола у зародыша 435
- Диффузия 264, 569
 - облегченная 267
- Дождевые леса 103, 108
- Дофамин 597
- Драйв 625
- Древссина ядровая (ядро) 484
- Дрейф континентов 125
- Дробление 516, 517, 522
- Дрозофила, ухаживание и спаривание 214, 223
- Дыхательные поверхности 566

- Емкость среды 159
- Естественный отбор 29–38
 - примеры 33–36

- Жвачные 538, 539
- Жгутики 278, 287
- Жевательный желудок 533
- Железы Куперовы 505
 - эндокринные 611
- Желтое тело 508
- Желточный мешок 214, 515, 520
- Желудок 534, 535
 - у жвачных 538
- Желудочки сердца 556, 557
- Желчный пузырь 534, 541
- Желчь 541
- Животные гомойотермные 581
 - пойкилотермные 581
 - гемлокровные 581
 - химическая защита 177
 - холоднокровные 581
 - эктотермные 581
 - эндотермные 581
- Жидкость внеклеточная 551
- Жизнь, основные свойства 19–21
- Жирные кислоты 245
 - насыщенные 245
 - ненасыщенные 245
- Жировая ткань 542
- Жиры 246
 - метаболизм и запасание 327–330

- Заболонь 484

- Завязь 471, 474
- Загрязнение окружающей среды 200
- Закон доминирования 405
 - независимого распределения 407-409, 415
 - разных пар генов 415
 - расщепления 404
- Законы термодинамики 130, 292
 - и экосистемы 130, 136-138
- Замыкающие клетки 447
- Звездчатые клетки 571
- Зеленая революция 195
- Земноводные, кровообращение 555, 556
- Зигота 502, 503
- Зона дифференцировки 478
 - растяжения 477
- Зрение стереоскопическое 182
- Зубы, клыки 81, 533
 - коренные 81, 533
 - резцы 81, 533
- Иглокожие 70, 644
- Иерархия доминирования 631
- Излучение ионизирующее 371, 373
 - ультрафиолетовое 372, 373
- Иммунитет пассивный 565
- Иммунная система 560-566
- Иммунный ответ 563, 564
 - гуморальный 563
 - клеточный 563
- Иммунологическая память 564
- Импринтинг 627
- Индивидуум гетерозиготный 405
 - гомозиготный по доминантному гену 405
 - рецессивному гену 405
- Инсайт 627
- Инстинкт и научение 621-623
- Инсулин 611
- Интегрированная борьба с вредителями 192
- Интерфаза 284, 285
- Интерферон 366
- Ионы 231, 240
- Ископаемые монеры 53, 56
 - папоротники 44
 - предки человека 185
 - трилобиты 26
- Кальций, регуляция уровня в крови 611
- Кальцитонин 611, 612
- Кальциферол 529
- Капилляры 551, 568
- Каротиноиды 302
- Каррагенан 61
- Квашиоркор 528
- Кислород 130, 233
 - и происхождение жизни 303, 346
 - образование в процессе фотосинтеза 299, 300, 304
 - роль в дыхании 322
 - транспорт кровью 568
- Кислотный метаболизм толястиковых 311
- Кислоты 240
- Кислые дожди 149
- Кишечник 533, 534, 538
 - толстый 535, 536
 - тонкий 535, 536
- Кишечнополостные 64, 644
 - пищеварение 531
- Кишка двенадцатиперстная 535
- Клапаны сердца 556, 557
- Клетки 228, 258, 261 271
 - взаимодействия 279, 280
 - движение 278, 279
 - деление 283 286
 - животные 261, 262, 270
 - растительные, отличие от животных 277, 278
 - специализация 61
- Клеточная мембрана 264, 286
 - проницаемость 265, 267
 - строение 264 267,
 - жидкостно-мозаичная модель 265
 - стенка 277, 287
 - теория 258
- Клеточное дыхание 313, 314,
 - выход энергии 324
 - обзор 315, 317, 323, 324
 - сравнение с фотосинтезом 296 298
 - эволюция 346
- Клитор 503-505
- Клоны 207
 - человека 397, 398
- Клубеньки на корнях растений 455
- Кодоны 379
- Кожа 575
 - эпидермис 575
- Кобаламин 528
- Когезия 237
- Кодоминирование 410, 428
- Колбочки 590
- Коллеоптиль 488
- Коллаген 248
- Коловратки 122
- Кольчатые черви 67, 644
- Коммуникация у общественных животных 635-638
- Компартменты 273
- Компенсационный уровень 142
- Комплекс (аппарат) Гольджи 273, 275, 287
 - фиксированных действий 624
- Конкуренция 161
- Консументы 134
- Корень 450-453, 477, 478
 - первичный 477, 478

- стержневой 451
- Корневое давление 458
- Корневая система мочковатая 451
- Корневой чехлик 477
- Корневые волоски 452, 478
- Кофакторы 252
- Коферменты 252, 315
- Кошки, ген *orange* 439
 - кости передней конечности 53
- Козволюция 497, 498
- Красные приливы 57
- Крахмал 243
- Кровеносная система 552, 554
 - и терморегуляция 507, 508
- Кровеносные сосуды 551
- Кроссинговер 416
- Круглые черви 67, 71, 96, 97, 644
- Круговорот азота 141
- Ксилема 499–451, 457, 484
- Ксилемный сок 457–459
- Кутикула 447

- Лактация 509
- Лактоза 243
 - включение генов 385
- Ламаркизм 27–29
- Лейкоциты 554, 560, 562, 563
- Ленточные черви паразитические 98
- Лепестки 471
- Леса 104, 107
 - листопадные 111, 112
 - северные хвойные 115, 116
 - тропические дождевые 107–109
 - умеренного пояса 112
- Летучие мыши, кости передних конечностей 53
- Лизосомы 272, 275, 287
- Лимфатическая система 559, 560
- Лимфома Бёркитта 391, 392
- Липиды 245
- Липопротеины высокой плотности 548
 - низкой плотности 548
- Листовой зачаток 480
 - рубец 485
- Листья 447–450
 - адаптации у насекомоядных растений 466, 467
 - двудольных и однодольных 482, 483
 - роль в восходящем токе 457–459
- Личинки 58, 59, 78
- Лютеинизирующий гормон 506–508
 - секреция 612

- Макрокомпоненты 527, 528
- Макромолекулы 242
- Макрофаги 563

- Мальпигиевы сосуды 532, 571
- Мальтоза 243
- Малярия 138
 - и серповидноклеточная анемия 42, 429, 430
- Масла 245
- Матка 503, 519, 522
- Медиаторы 594, 596, 597
- Межиндивидуальные расстояния 632
- Мезодерма 517
- Мезосома 282, 287
- Мезофилл 449
- Мейоз 411–415, 511
- Меланин 431, 433
- Меланоцитстимулирующий гормон 612
- Меланоциты 612
- Мембранные пузырьки 270, 272, 287
- Менструальный цикл 507, 509, 510
- Меристема 470
 - апикальная 477, 479, 483, 488
 - интеркалярная 483
 - пазушная 480, 488
- Местообитание 155
- Метаболизм 579
 - возникновение 342–344
 - врожденные нарушения 430, 431
 - альбинизм 430–432
 - болезнь Тея–Сакса 430
 - кистозный фиброз 430
 - фенилкетонурия 430, 431
- Метаболические пути 327–329
- Метафаза 286
- Миграция 632–635
- Микрокомпоненты 527–530
- Микроскоп световой 258, 259
 - электронный 260
 - сканирующий 260
 - трансмиссионный 260
- Микротрубочки 278, 287
- Микрофиламенты 279, 287
- Микроэлементы 456, 531
- Мимикрия 179
- Минеральные компоненты 131, 528
 - элементы, круговороты 139–141
- Миоглобин 396
- Миозин 606, 607
- Митоз 285–287
- Митотическое веретено 286
- Митохондрии 272, 287, 317, 324
 - происхождение 289, 290
- Млекопитающие 81, 645
 - кровообращение 556
 - мозг 600
 - сравнение с рептилиями 81
 - сумчатые 81, 126
 - терморегуляция 579, 582
 - эволюция 71
- яйцекладущие 81

- Многоклеточность, происхождение 61
Мобильные элементы 367
Модель Бора 229
Мозг головной 599–602
Мозжечок 600
Мозолистое тело 601
Молекулы 234
 биологические 242
Моллюски 68, 69, 644
Молоко 509
Моногамия 216, 221
Монокультура 191
Мономеры 242
Моносахариды 242
Морула 509
Мотивация 625
Моча 572, 573
Мочевой пузырь 573
Мочепускательный канал 503, 505, 573
Мочеточники 573
Мошонка 504, 522
Мускулатура гладкая 605, 606
 поперечно-полосатая 605, 606
 скелетная 605
Мускульный желудок 532
Мутагены (мутагенные факторы) 364
Мутации 25, 210, 363, 364, 371, 442
 влияние на синтез белков 380
 генные 425
Мутуализм 93
Мхи и печеночники 85, 643
Мышечное сокращение, механизм 606–608
 роль ионов кальция 607
Мышца сердечная 605, 609
- Навигация 633, 634
 магнитная 634
Надпочечники 577
Наземные растения 84–91
Насекомые 83, 84
 вредители 83, 84
 выделительная система 571
 глаза 588
 регуляция численности 191
 феромоны 636
Натрий-калиевый насос 267
Научение 621, 626–628
 ассоциативное 627
 латентное 627
 методом проб и ошибок 626
Нейроны 591
 гибель 597, 603
Нейруляция 518, 522
Нейтроны 230
Неполное доминирование 409, 410, 427
- Неполярная связь 233
Нервная система автономная 598
 вегетативная 598, 599
 парасимпатическая 599
 периферическая 598
 симпатическая 598, 610
 центральная 598
Нервно-мышечное соединение 594
Нервный импульс 591, 592
Нервы 598
Нефрон 572, 573
Никотинамидадениндинуклеотид (НАД) 315,
 316, 321, 324–326
 и брожение 325, 326
Никотинамидадениндинуклеотидфосфат
 (НАДФ) 304
Ниша 155
Норадреналин 596
Нуклеиновые кислоты 253
Нуклеотиды 253, 254, 356
- Обезьяны человекообразные 182, 183
Общая первичная продуктивность 136
Овуляция 503, 507, 510
Озера, весеннее перемешивание 144
 влияние температуры 143, 144
 загрязнение 146, 149
 олиготрофные 145, 146
 осеннее перемешивание 145
 эвтрофные 145
Озон и происхождение жизни 347
Окраска защитная 178
 изменение у животных 611
Оогенез 513
Ооциты 511, 513
Оплодотворение 501, 503, 513, 514
 внутреннее 209
 двойное 474
Опухоли 390, 393
Опыление 473, 497, 498
 перекрестное 402
Оргазм 506, 522
Органеллы 262
Органические соединения 240
 абиотический синтез 340
Органоогенез 518, 522
Осмоз 268, 270
Основания 240
 азотистые 356, 358
Основные компоненты экосистем 130
Отбор естественный 29–38
 искусственный 33
Отрицательная обратная связь 611
Охотники-собиратели 187
Оцепенение 582

- Патушная (бюксовая) почка 480, 488
 Палочки 590
 Память 602, 603
 иммунологическая 564
 Паноркутики 643
 исключимые 44
 Паразиты 99
 Паразиты 96 99
 Паратифоид 611
 Паразитовидные желёзы 610, 611
 Паренхименез 207
 Пейсмейер 609, 613
 Пектины 277
 Печень 534
 Первичная кишка 517
 продуктивность 136
 сухость 120
 Первичные иммунные реакции 564
 Перенос электронов, разобщение 324
 Переносчики волорота 304, 315, 316, 322, 330
 Песчан 471, 481
 Пестициды 191
 устойчивость к ним 35
 Пески 267, 329, 541, 610
 Пигменты фотосинтетические 301, 302
 Пирамиды энергии 138
 Пиродоксин 528
 Пища растительная 537, 544
 Пищеварение 531
 беспозвоночных 531, 532
 растительноядных 537 540
 человека 533 535
 Пищеварительная вакуоль 272
 Пищеварительный тракт 531, 532
 Пищевая сеть 134, 135, 138
 зеленого мариша 135
 Пищевод 534
 Пищевательный пузырь 74
 Плазма крови 554
 Плазмиды 364
 Плазмолесмы 280, 451
 Планктон 56, 58
 Пластины 277, 287
 происхождение 290
 Z-пластинки 606
 Плацента 509, 516, 518, 520, 522
 Плод 515, 522
 Плодовая мушка, хромосомы 362, 363
 Плоды 90, 475 477
 созревание 491
 Плоские черви 66, 96, 644
 выделительная система 571
 пищеварение 531, 532
 Новеление брачное 502, 632
 врожденное 621 623
 инстинктивное 621 623
 конфликтное 629, 630
 миграция и хоминг 632-635
 приобретенное 621-623
 социальное 634-639
 стереотипное 623-625
 территориальное 628, 629
 умиротворяющее 631
 эволюция 621
 Поджелудочная железа 533
 гормоны, 610, 611
 Позвоночные 72 75, 77-81, 645
 Пойкилотермные животные 581
 Полиандрия 218, 220
 Политиния 218
 Полигенные признаки 433
 Полимеры 242
 Полипептиды 248
 Полиплоиды 42
 Полисахариды 243
 Половой диморфизм 215
 Половые органы женские 503, 504
 мужские 504, 505
 хромосомы 442
 Полуобезьяны 182, 183
 Полярные связи 232, 236
 тельца 511
 Популяция 153 176
 возрастная структура 173
 вымирание 167
 рост экспоненциальный 156, 157
 человека 168-175
 демографический взрыв 168, 169, 173, 189
 рождаемость 172
 смертность 169
 Постсинаптическая мембрана 596
 Почва 453-456
 и распространение организмов 107
 образование 120
 эрозия 197
 Почечные чешуи 485
 Почка 571-573, 576
 Почкование 207
 Предсердие 556, 557
 Предстательная железа 505
 Пресинаптическая мембрана 595
 Пресмыкающиеся (рептилии) 78, 645
 кровообращение 555, 556
 Привыкание (хабитация) 626
 Придаток семенника 505
 Приматы, система спаривания 222
 эволюция 182
 Проводящие ткани 84, 449, 450, 457-461
 Прогестерон 508, 510
 Продолговатый мозг 600
 Продуктивность экосистем 136, 137
 Продукты 134
 Происхождение жизни 334-348

- образование агрегатов 341, 342
- условия 337, 339
- Прокариотические клетки 280, 282
 - деление 283
 - ДНК 362, 363
 - сходство с органеллами 289, 290
- Пролактин 613
- Прорастание 477
- Протеиноиды 340
- Противозачаточные средства внутриматочные 510
 - гормональные 509, 510
 - презервативы, 510
 - спермицидная паста 510
 - «физиологический метод» 510
- Протисты (Protista) 52, 565, 642
- Протобионты 342
- Протоны 130
- Профаза 285, 286
- Прямая кишка 535
- Псевдоподии 59, 272
- Птицы 79, 80, 645
 - ископаемые 25
 - как опылители 498
 - кровообращение 556
 - миграция и хоминг 633, 634
 - мозг 600
 - терморегуляция 579, 582
- Пурамицин 383
- Пустыни 105, 110, 114
 - продуктивность 137
- Пуфы 389
- Пчелы 636, 637
 - и имитирующие их мухи 13
 - как опылители 498
- Пыльца 473
- Размножение бесполое 207, 208
 - вегетативное клубнями 492
 - прививки 493
 - черенками 492
 - половое 207
 - происхождение 343–345
 - растений половое 470–477
- Распространение семян и плодов 476, 477
- Растения 643
 - адаптации к жизни на суше 84
 - вегетативное размножение 491–494
 - двулетние 477, 482
 - длинного дня 491
 - завядание 270
 - короткого дня 490
 - наземные 84–91
 - насекомоядные 466, 467
 - нейтральные к длине дня 491
 - однолетние 481–483
 - Реабсорбция 573
 - Редуценты 55, 134
 - H^+ -резервуар 295, 303
 - и гликолиз 330
 - дыхание 315–317, 322–325
 - Репродуктивный потенциал 156
 - Рептилии, дифференцировка пола 441
 - мозг 600
 - Реснички 278, 287
 - Ретинальдегид 591
 - Ретинол 529
 - Ретикулярная формация 602
 - Рефлекс 623
 - условный 626
 - Рефлекторная дуга 587
 - Рецепторы 588
 - Решетка Пеннета 406, 407
 - Рибоза 376
 - Рибонуклеиновая кислота (РНК) 253, 376, 377
 - матричная (мРНК) 377, 379, 381, 383
 - происхождение генетической информации 344
 - рибосомная 377
 - транспортная 377
 - Рибосомы 273, 287
 - функция 381–383
 - Рибофлавин 528
 - Рифы коралловые 117, 137
 - Роговица 589
 - Родопсин 591
 - Роды 519, 520
 - Рубец 538
 - Рыбы костные 74, 75, 645
 - кровообращение 554, 555
 - миграции 633
 - мозг 600, 601
 - хрящевые 72, 73, 645
 - Рыльце 471, 473
 - Саванна 110
 - Самки, эволюционная роль 213
 - Самцы, дифференцировка пола 435
 - Сахароза 243
 - Сахаро-фосфатный остов 356, 358
 - Связи водородные 233
 - ионные 231, 248
 - ковалентные 231, 232, 240, 248
 - между атомами 231–233
 - неполярные 245
 - фосфатные высокоэнергетические 293
 - Северный лес (тайга) 115, 116
 - Сельское хозяйство, вредители 120, 191
 - происхождение 188
 - эрозия почвы 197
 - эффективность 192
 - Сельскохозяйственная революция 188

- Семенная кожура 475, 481
 Семенники 504, 505
 дифференцировка 435
 Семенной пузырек 505
 Семявыносящий проток 505
 Семязачаток 471, 474
 Семядоли 477, 481
 Сердечно-сосудистые заболевания 547, 548
 Сердце 551
 Серотонин 597, 604
 Серповидноклеточная анемия 251, 428–430, 444
 Сетка 538
 Сетчатка 589, 590
 Симбиоз 539
 Симметрия двусторонняя 66
 пятилучевая 70
 радиальная 65
 Синапсы 280, 594–596
 возбуждающие 596
 тормозные 596
 химические 594, 596
 электрические 594
 Синаптические пузырьки 594
 Синоатриальный узел 609
 Синтез белка, влияние антибиотиков 383
 гормонов 386
 Системные пестициды 463
 Ситовидные трубки 461
 Смещенная активность 630
 Собираательные трубки 573
 Солевые железы 574
 Соли, регуляция выведения 571, 574
 Сон 603–605
 парадоксальный 604
 фаза быстрых движений глаз 604
 Сообщества 103, 108–118
 климаксные 119
 морские 116, 117
 Социальная организация у пчел 636–638
 Социальные структуры у позвоночных 638, 639
 Сперма 505
 Сперматогенез 512
 Сперматогонии 511, 512
 Сперматозоиды 206, 501, 504, 506, 508, 522
 Сперматоцит 511, 512
 Сплайсинг 364
 Спорофит 87, 642
 Споры 87, 92
 Спячка зимняя 582
 летняя 582
 Старение 520–522
 Стебель 450
 Стени 114
 Стероиды 247
 Стимул 588, 592, 625
 Столбик 471
 «Странствующие» растения 120
 Строма хлоропластов 303, 304
 Сукцессия заброшенного поля 119
 на болоте 145
 экологическая 118–121
 Суша 75
 Сфинктеры 504
 Сычуг 538
 Тайга 115, 116
 Талидомид 518
 Тектоника плит 126
 Телофаза 285, 286
 Тельце Барра 436, 439
 Температура и активность ферментов 252
 и климат 103–105, 107
 фотосинтез 301
 экспрессия генов 441
 тела, регуляция 575, 579
 циркадианные ритмы 616
 Теория слитной наследственности 400
 Тепловая одышка 581
 Теплота парообразования 239
 Термоклина 145
 Тестостерон 506, 507
 Тиалакоиды 303
 Тимин 358, 376
 Тимус 610
 Тироксин 611
 Ткань 261
 Токоферол 529
 Трагедия общинных земель 202
 Транскрипция 376, 377
 влияние алкоголя 386, 390
 регуляция 383–386
 Трансляция 377
 регуляция 383
 Транспирация 458
 Трансформация у бактерий 352, 353
 Трахея 567
 Триаилглицерол 245
 Триплоид 475
 Триптофан 528
 Тромбоциты 554
 Тропизмы 486–488
 Тропический лес 108, 109
 Трофический уровень 136, 138
 Тундра 116
 – продуктивность 137
 Тургорное давление 270
 Тычинки 471, 481
 Углеводы 242, 243
 метаболизм и запасание 327–330
 Углерод, фиксация 301, 305–308
 Углерода круговорот 140

Удобрения 453, 454
 минеральные 454
 органические 198, 354
 Урацил 376
 Условный рефлекс 626
 Устьица 84, 447, 449, 450

Фаги (бактериофаги) 354, 355, 368
 Факторы лимитирующие 137
 смертности, зависящие от плотности 159, 160
 Фаллопиевы трубы (яйцеводы) 503, 508
 Фенилкетонурия 430, 431
 Фенотип 405
 Ферменты 248, 251, 252
 индукция синтеза 386
 Феромоны 636, 637
 Ферритин 248
 Фильтраторы 63, 67
 Флавинадениндинуклеотид (ФАД) 316, 321, 322
 Флавины 346
 Флоэма 449, 450, 457, 461
 функции 461
 Фолиевая кислота 528
 Фолликулостимулирующий гормон 506–508
 секреция 612
 Фолликулы 507, 508
 Фосфолипиды 247, 265
 Фосфор, круговорот 140, 141
 Фотосинтез 296–308
 влияние света и температуры 301
 история открытия 298, 299
 и дыхание 296–298
 реакции, вызываемые светом 303, 304
 фиксация углерода 305–308
 экологические аспекты 310–312
 Фотосинтетические мембраны 303
 Фототропизм 487, 488
 Фруктоза 242

Хвойные 88, 89, 643
 Хемосинтез 346
 Химическая эволюция 342
 Хищники 81
 Хищничество 164
 Хлоропласты 278
 и синтез АТФ 304
 происхождение 289
 Хлорофилл 278, 301, 302, 304
 Холестерол 247, 265, 541
 и сердечно-сосудистые заболевания 547–548
 Хорион 515, 516, 520
 Хроматофоры 611, 612
 Хромосомные карты 418
 Хромосома(ы) 275

влияние излучения 364, 371
 гомологические (гомологи) 411
 половые 434, 436
 W 435
 X 434, 435
 Y 434, 436
 Z 434, 435
 Хрусталик 590
 Хрящевые рыбы 645

Цветковые растения 643
 Цветовая слепота 436, 437
 Цветок, строение 402, 471, 482
 Целлюлоза 243, 277
 Целом 68
 Центральная нервная система 587
 Центромера 412
 Цианобактерии 56, 642
 Цикл Кальвина 308
 Кребса 318
 лимонной кислоты 316, 321, 322, 330
 происхождение 343, 346
 трикарбоновых кислот 318, 321
 С₃-цикл 308, 310, 311
 С₄-цикл 311
 Циркадианные ритмы 616
 Цистеин 249
 Цитозин 358, 376
 Цитоплазма 264
 Цитохром с, эволюция 396

Чапараль 114
 Чашелистики 471
 Человек, продолжительность предстоящей жизни 170
 Череп у приматов 160
 Членистоногие 68, 70, 71, 83, 84, 644

Щелевой контакт 280
 Щелочь 240
 Щитовидная железа 610, 611

Эволюционная роль самца 213
 Эволюционное древо животных 71
 Эволюция 23–51
 белков 395, 396
 гемоглобина 396, 397
 генетический дрейф 40
 и гены 24, 25
 происхождение видов 41
 и размножение 206–225
 конвергентная 122
 поведения 621

- прерывистое равновесие 44
- примеры 32, 33
- скорость 43, 44
- человека 182, 186
- эффект основателя 40
- Эвтрофикация 146–148
- Экзоцитоз 270, 287
- Экология 102
- Экосистема 128–150
 - детритная 132
 - круговорот минеральных элементов 138
 - озера 128, 142, 149
 - пастбищная 132
 - поток энергии и биогенных элементов 136
 - энергия 130
- Экспрессия генов 375
 - влияние света 441
 - температуры 441
- Эктодерма 517
- Эктопаразиты 96
- Экотермные животные 581
- Электрические локаторы 634
- Электронная оболочка 230
- Электромагнитный спектр 372
- Электронтранспортная цепь (цепь переноса электронов) 295
 - и клеточное дыхание 316, 322, 323
 - происхождение 343, 346
- Электроны 230
- Эндомерий 508
- Эндодерма 517
- Эндопаразиты 96
- Эндоплазматический ретикулум 273, 287
- Эндосперм 475
- Эндорфины 597
- Эндотермные животные 581
- Эндоцитоз 270, 272, 287
- Энергия, альтернативные источники 200
 - в химических реакциях 235
 - экосистемах 130, 131, 136
 - превращение 130, 292
 - солнечного света 130, 137
- Энтропия 292
- Эпидермис 447, 449, 450
- Эпителий 261
- Эпифиз 610
- Эрекция 505, 522
- Эритробластоз 561
- Эритроциты 554
- Эстроген 507, 508, 510
- Эукариотические клетки, деление 284–286
- Эффект основателя 40
- Эхолокаторы 634
- Эякуляция 442, 506
- Ядерная мембрана 277, 287
- Ядро клетки 264, 275, 287
 - деление 200
 - пересадка 387–389
- Ядрышко 275
- Яичник 503, 506
 - дифференцировка 435
- Яйца амниотические 78
- Яйцо (яйцеклетка) 206, 207, 213, 503, 511, 513, 522

Оглавление

Предисловие редактора русского перевода	
Предисловие	7
Благодарности	10
Глава 1. Введение	11
1.1. Наука и общество	12
1.2. Научный метод	12
1.3. Факт ли это?	16
1.4. Ограниченность возможностей науки	18
1.5. Что такое жизнь?	19
Краткое содержание главы	21
Вопросы для обсуждения	22
 Часть первая. Эволюция и экология	
Глава 2. Эволюция	
2.1. Генетические основы эволюции	25
2.2. История эволюционной теории	26
Ламаркизм	27
Эволюция путем естественного отбора	29
2.3. Естественный отбор	33
Березовая пяденица	33
Толерантность растений к токсичным металлам	35
Вредители и заболевания	35
2.4. Генетический вклад в будущие поколения	37
Действие отбора на изменчивость	38
2.5. Другие эволюционные механизмы	39
2.6. Происхождение видов	41
С какой скоростью происходит образование новых видов	43
Краткое содержание главы	45
Очерк. Чарлз Дарвин	46
Проверьте себя	49
Вопросы для обсуждения	50
 Глава 3. Разнообразие живых организмов	
3.1. Царство монер	53
3.2. Процеживая морскую воду	56
3.3. Затонувший лес	60
3.4. Одноклеточность или многоклеточность?	61

3.5. Морские организмы, не имеющие позвоночника	62
3.6. Морские позвоночные	72
3.7. Жизнь на суше	75
3.8. Наземные животные	77
Наземные позвоночные	77
3.9. Наземные растения	84
3.10. Грибы	92
Краткое содержание главы	94
Проверьте себя	95
Вопросы для обсуждения	96
Очерк. Животные, ведущие паразитический образ жизни	96
Очерк. Номенклатура и классификация организмов	99
Глава 4. Распространение организмов	102
4.1. Климат и растительность	103
4.2. Тропики	107
4.3. Умеренный пояс	111
4.4. Тайга и тундра	115
4.5. Морские сообщества	116
4.6. Экологическая сукцессия	118
4.7. Почему организмы обитают именно там, где они обитают?	122
Краткое содержание главы	123
Проверьте себя	123
Вопросы для обсуждения	124
Очерк. Дрейф континентов	125
Глава 5. Экосистемы	128
5.1. Основные компоненты экосистем	129
5.2. Пищевые сети и поток энергии	134
5.3. Круговороты минеральных элементов питания	139
5.4. Озерные экосистемы	142
Загрязнение озер	146
Краткое содержание главы	150
Проверьте себя	150
Вопросы для обсуждения	151
Глава 6. Популяции	153
6.1. Местообитание и ниша	155
6.2. Численность популяции и ее рост	155
6.3. Регуляция численности популяции	158
Конкуренция	161
Хищничество	164
6.4. Вымирание	166
6.5. Демографический взрыв	168
Снижение смертности в популяциях человека	169
Снижение рождаемости в популяциях человека	172
Краткое содержание главы	174
Проверьте себя	176
Вопросы для обсуждения	177
Очерк. Как не быть съеденным?	177
Глава 7. Эволюция человека и экология	180
7.1. Эволюция человека	181
7.2. Охота и собирательство	187
7.3. Возникновение сельского хозяйства	188

7.4. Вредители сельского хозяйства	191
7.5. Эффективность сельского хозяйства	192
7.6. Зеленая революция	195
7.7. Эрозия почвы	196
7.8. Нехватка ископаемого топлива	198
7.9. Загрязнение среды	200
7.10. Интересы отдельных лиц и общественное благополучие	202
Краткое содержание главы	204
Проверьте себя	204
Вопросы для обсуждения	205
Глава 8. Эволюция и размножение	206
8.1. Необходим ли пол?	207
8.2. В каких случаях половое размножение оказывается благом?	210
8.3. Эволюционная роль самца и самки	212
8.4. Половые различия	215
8.5. Системы спаривания	218
8.6. Некоторые гипотезы, касающиеся брачных систем человека	223
Краткое содержание главы	224
Проверьте себя	225
Вопросы для обсуждения	226
Часть вторая. Клетки	
Глава 9. Химия жизни	227
9.1. Элементы и атомы	228
9.2. Связи между атомами	230
9.3. Соединения и молекулы	234
9.4. Химические реакции	235
9.5. Вода	236
9.6. Диссоциация	240
9.7. Углерод	240
9.8. Образование биологических молекул	242
9.9. Углеводы	242
9.10. Липиды	245
9.11. Белки	247
Ферменты	251
9.12. Нуклеиновые кислоты	253
Краткое содержание главы	254
Проверьте себя	255
Вопросы для обсуждения	256
Глава 10. Жизнь клетки	257
10.1. Микроскопы	258
10.2. Строение клеток	261
10.3. Клеточная мембрана	264
10.4. Судьба веществ, поступающих в цитоплазму	272
10.5. Клеточное ядро	275
10.6. Чем растительная клетка отличается от животной?	277
10.7. Движение	278
10.8. Взаимодействия и контакты между клетками	279
10.9. Прокариотические клетки	280
10.10. Клеточное деление	283
Краткое содержание главы	286
Проверьте себя	287

Вопросы для обсуждения	289
Очерк. Происхождение митохондрий и хлоропластов	289
Глава 11. Фотосинтез	291
11.1. Энергия и жизнь	292
11.2. АТФ	293
11.3. Фотосинтез и дыхание	296
11.4. Первые эксперименты по фотосинтезу	298
11.5. Два ряда реакций фотосинтеза	300
11.6. Строение хлоропластов	301
11.7. Реакции, вызываемые светом	303
11.8. Фиксация углерода	305
11.9. Дальнейшая судьба продуктов фотосинтеза	308
Краткое содержание главы	308
Проверьте себя	309
Вопросы для обсуждения	310
Очерк. Экологические аспекты фотосинтеза	310
Глава 12. Клеточное дыхание	313
12.1. Общие сведения о дыхании	315
12.2. Гликолиз	317
12.3. Дальнейшие превращения пирувата. Цикл лимонной кислоты	317
12.4. Пополнение H^+ -резервуара. Цепь переноса электронов	322
12.5. Брожение	324
12.6. Прочие питательные вещества	327
Краткое содержание главы	330
Проверьте себя	331
Вопросы для обсуждения	332
Очерк. Пастер и дрожжи	332
Глава 13. Происхождение жизни	334
13.1. Самопроизвольное зарождение	334
13.2. Условия, необходимые для возникновения жизни	337
13.3. Поиски истоков жизни	339
13.4. Образование агрегатов	341
13.5. Возникновение метаболизма	342
13.6. Возникновение размножения	343
13.7. Дальнейшее развитие жизни	345
13.8. Организм и среда	346
Краткое содержание главы	348
Проверьте себя	348
Вопросы для обсуждения	349
Часть третья. Генетическая информация	
Глава 14. ДНК	350
14.1. Данные, свидетельствующие о том, что генетическим материалом является ДНК	352
Трансформация у бактерий	352
Бактериофаги	354
Количество ДНК в клетках	355
Нуклеотидный состав ДНК	356
14.2. Структура ДНК	356
14.3. Репликация ДНК	359
14.4. ДНК в клетках	362
14.5. Мутационный процесс	363

14.6. Генная инженерия и рекомбинантная ДНК	364
14.7. Вирусы	367
Краткое содержание главы	368
Проверьте себя	369
Вопросы для обсуждения	370
Очерк. Излучение и мутации	371
Глава 15. Синтез белка и генный контроль	374
15.1. РНК и ДНК	375
15.2. Генетический код	377
15.3. Синтез белка	380
15.4. Антибиотики	383
15.5. Регуляция синтеза белка	383
15.6. Развитие и клеточная дифференцировка	386
15.7. Рак	390
Краткое содержание главы	393
Проверьте себя	394
Вопросы для обсуждения	395
Очерк. Белки как элементы эволюционной головоломки	395
Очерк. «Клоны человека»	397
Глава 16. Менделевская генетика	399
16.1. Генетические эксперименты Менделя	401
16.2. Доминантность и рецессивность	405
16.3. Схемы генетических скрещиваний	405
16.4. Независимое распределение	407
16.5. Неполное доминирование	409
16.6. Мейоз	411
16.7. Сцепление, кроссинговер и картирование	415
Краткое содержание главы	419
Проверьте себя	420
Вопросы для обсуждения	423
Глава 17. Типы наследования и экспрессия генов	425
17.1. Летальные гены	427
17.2. Врожденные нарушения метаболизма	430
17.3. Серии множественных генов	432
17.4. Полигенные признаки	433
17.5. Определение пола	433
17.6. Сцепление с полом	436
17.7. Некоторые факторы, влияющие на экспрессию генов	439
Краткое содержание главы	442
Проверьте себя	442
Вопросы для обсуждения	444
Очерк. Генетическое консультирование и амниоцентез	444
Часть четвертая. Растения	
Глава 18. Строение и функции растений	446
18.1. Форма растений	447
18.2. Корни и почва	453
18.3. Транспорт веществ в растении	456
Краткое содержание главы	464
Проверьте себя	464
Вопросы для обсуждения	465

Очерк. Как растение питается с помощью листьев	466
Глава 19. Размножение и рост цветковых растений	469
19.1. Половое размножение цветковых растений	470
19.2. Жизненный цикл бобового растения	477
19.3. Однодольные растения	481
19.4. Древесные растения	484
19.5. Гормоны растений	485
19.6. Вегетативное размножение	491
Краткое содержание главы	495
Проверьте себя	495
Вопросы для обсуждения	497
Очерк. Козволюция цветков и их опылителей	497
Часть пятая. Животные	
Глава 20. Размножение и развитие человека	501
20.1. Женские половые органы	503
20.2. Мужские половые органы	504
20.3. Физиология полового акта	505
20.4. Гормоны и размножение	506
20.5. Противозачаточные средства	509
20.6. Яйцеклетки и сперматозоиды	511
20.7. Оплодотворение и имплантация	513
20.8. Ранние стадии развития	516
20.9. Последующие стадии развития зародыша человека	518
20.10. Роды	519
20.11. Старение	520
Краткое содержание главы	522
Проверьте себя	523
Очерк. Венерические заболевания	523
Глава 21. Питание и пищеварение	525
21.1. Питательные вещества	527
21.2. Пищеварение	531
21.3. Пищеварение у человека	533
Всасывание	535
21.4. Питание и пищеварение у растительоядных	537
21.5. Симбиотические бактерии	539
21.6. Функции печени у млекопитающих	541
21.7. Запасы питательных веществ и их использование	541
21.8. Регуляция питания	542
Краткое содержание главы	545
Проверьте себя	546
Вопросы для обсуждения	547
Очерк. Диета и сердечно-сосудистые заболевания	547
Глава 22. Внутренняя среда организма	549
22.1. Жидкости тела	550
22.2. Кровеносная система	551
22.3. Лимфатическая система	559
22.4. Иммунная система	560
22.5. Легкие и газообмен	566
22.6. Выделение и почки	570
22.7. Кожа	575

22.8. Регуляция и гомеостаз	576
Краткое содержание главы	582
Проверьте себя	583
Вопросы для обсуждения	585
Глава 23. Координационные механизмы у животных	586
23.1. Органы чувств	588
23.2. Нервная система	591
Структурные отделы нервной системы	598
Память .	602
Сон	603
23.3. Мышцы как эффекторные системы	605
23.4. Железы как эффекторные органы	610
Краткое содержание главы	613
Проверьте себя	614
Вопросы для обсуждения	615
Очерк. Циркадианные ритмы	616
Глава 24. Поведение	619
24.1. Причины поведения	620
24.2. Инстинкты и научение	621
24.3. Стереотипное поведение	623
24.4. Стимулы	625
24.5. Научение	626
24.6. Территориальное поведение и ухаживание	628
24.7. Миграции и хоминг	632
24.8. Социальное поведение (социобиология)	634
Краткое содержание главы	639
Проверьте себя	640
Вопросы для обсуждения	641
Приложение	642
Ответы на разделы «Проверьте себя»	646
Литература	653
Предметный указатель	654

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу: 129820, Москва 1-й Рижский пер., 2, издательство «Мир»

Учебное издание

Памела Кемп, Карен Армс

ВВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЮ

Заведующий редакцией

чл.-корр. АН СССР Т. М. Турпаев

Заместитель заведующего редакцией М. Д. Гроздова

Научный редактор М. Б. Николаева

М.л. научный редактор З. В. Соллертинская

Художник В. П. Медников

Художественный редактор А. Я. Мусин

Технические редакторы Л. П. Бирюкова, Л. П. Емельянова

Корректор Н. А. Гири

ИБ № 6087

Сдано в набор 24.03.87. Подписано к печати 31.03.88. Формат 70 × 100^{1/16}. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Гарнитура таймс. Объем 21 бум. л. Усл. печ. л. 54,60. Усл. кр.-отт. 143,33. Уч.-изд. л. 54,71.

Изд. № 4/5046. Тираж 125000 экз. Зак. 345. Цена 4 р. 80 коп.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2

Можайский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. 143200, г. Можайск, ул. Мира, 93.