

ОТ
МОЛЕКУЛ
ДО
ЧЕЛОВЕКА



ОТ МОЛЕКУЛ
ДО ЧЕЛОВЕКА

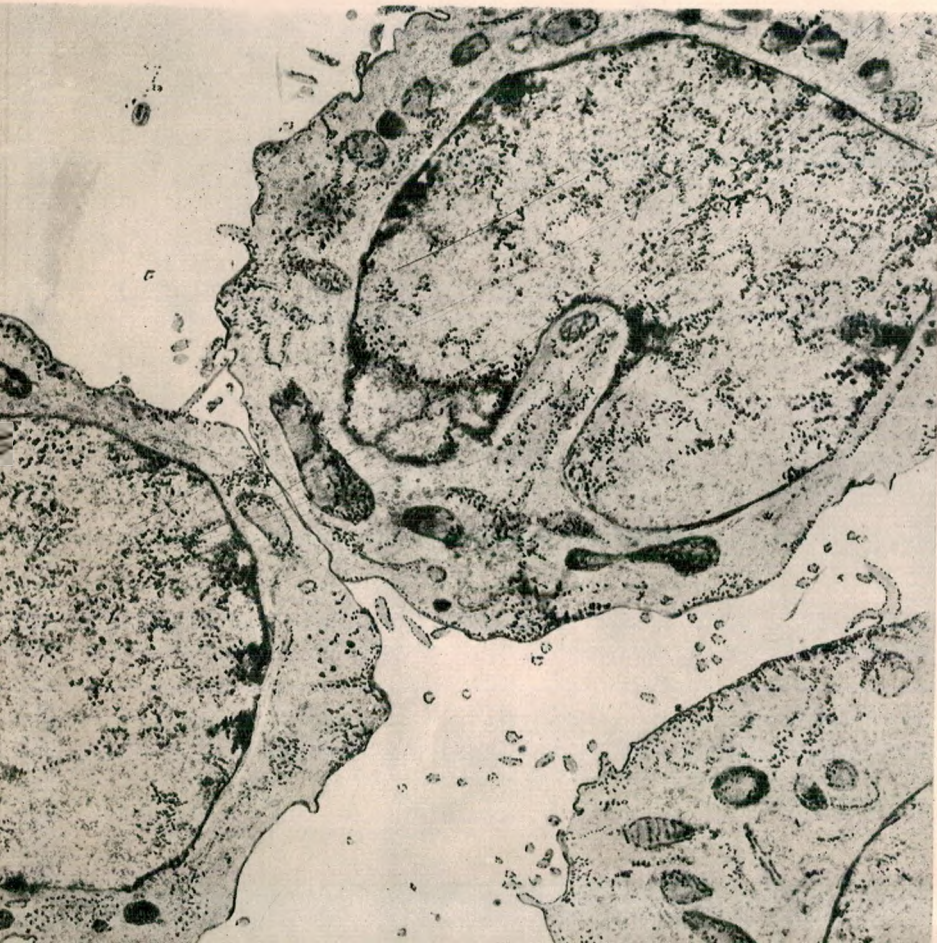
MOLECULES
TO MAN



MOLECULES TO MAN

American institute
of biological
sciences

Houghton Mifflin company.
Boston · New York · Atlanta ·
Geneva, ILL. · Dallas · Palo Alto





ОТ МОЛЕКУЛ ДО ЧЕЛОВЕКА

Перевод с английского
К.С.Бурдина и И.М.Пархоменко
Общая редакция и предисловие
проф. Н.П.Наумова

Москва Просвещение 1973

57 (07)
0-80

0-80 **От молекул до человека.** Пер. с англ. К. С. Бурдина и И. М. Пархоменко. Общ. ред. и предисл. проф. Н. П. Наумова. [Пособие для учителей.] М., «Просвещение», 1973.
480 с. с ил.

Книга представляет собой перевод американского учебника биологии для средней школы, написанного в соответствии с учебной программой института биологических наук. Цель программы — улучшить преподавание основ биологии в средней школе.

В книге четко изложены все важнейшие разделы современной биологии, включены новейшие сведения по биоэнергетике клетки, биохимии, генетике, молекулярной биологии, вирусологии. Вся цепь научных фактов рассматривается в свете теории эволюции органического мира. Проблемы наследственности и изменчивости объясняются на уровне молекулярной организации организма.

0065 — 140
М 103 [03] — 73 143 — 72

57(07)

Предисловие

Необычайно высокие темпы развития биологии в последние десятилетия сопровождаются быстро возрастающим значением ее в жизни человека. Она не только остается теоретической основой здравоохранения и сельского хозяйства, но и открывает возможность развития новых отраслей промышленности и новые перспективы в технике (бионика). Успехи биологии гарантируют рациональную эксплуатацию живых природных ресурсов — лесов и пастбищ, запасов рыб и промысловых беспозвоночных, охотничьих зверей и птиц. Инженеры, конструкторы, судостроители и архитекторы в исследованиях биологов ищут новые принципы и подходы к созданию механизмов, приборов и конструкций.

За последние годы биология приобретает еще одно и, может быть, самое важное для человечества значение. Быстрое развитие техники во всех ее видах сопровождается ускоряющимся изменением лица Земли. Поэтому так необходимо глубокое изучение биосферы Земли, ее структуры и процесса круговорота веществ.

Все это требует совершенствования биологического образования на всех уровнях. При этом особое значение приобретает обучение биологии в средней школе. Только оно даст необходимые сведения каждому гражданину нашей страны.

Начатая в советских школах работа по улучшению биологического образования уже принесла свои плоды. Новое содержание школьного курса биологии и расширение арсенала методов преподавания основ современной биологии, а также новые учебники значительно повысили уровень обучения биологии. Отечественная методика преподавания биологии накопила большой опыт активизации познавательной деятельности учащихся.

Безусловно, интересен и опыт некоторых зарубежных стран по повышению эффективности преподавания биологии. Заслуживает внимания постановка биологического образования в средних школах США. Интенсивная работа ведется в Американском институте биологических наук Национальной академии наук США и особенно в организации «Изучение программ биологического образования» (BSCS — Biological Sciences Curriculum Study). BSCS выпустила несколько учебных пособий, серии брошюр по отдельным методическим вопросам, специальные методические руководства для учителей биологии, учебники.

Особый интерес представляет серия в трех томах «Руководства по биологии». Каждый том содержит полный курс биологии, соответствующий единой программе и позволяющий преподавать биологию в трех вари-

антах: с акцентом на элементах экологии («Зеленая версия») морфофизиологии («Желтая версия»), молекулярной биологии («Синяя версия»).

Настоящая книга — перевод «Синей версии», названной соответственно ее основной идее «От молекул до человека». В США книга вышла в двух изданиях. При переводе и некоторой адаптации книги использованы оба издания. Адаптация ограничена заменой изображений некоторых представителей американской флоры и фауны. Несколько сокращен фактический материал, когда, на наш взгляд, намечалась явная перегрузка фактами. К вопросам, трактуемым советскими биологами иначе, чем американскими, научным редактором издания сделаны краткие примечания.

Авторы книги «От молекул до человека» стремились не только изложить факты и теории, но и показать, как ученые подходили к тому или иному выводу или открытию. В этом выражена цель авторов приучить школьников самих искать решение проблемы, развить у них «научное мышление». Это достигается с помощью умелого подбора живого материала, хорошо продуманного методического аппарата книги, интересных, обучающих иллюстраций и динамичных схем.

Основываясь на тезисе «наука не есть коллекция фактов», авторы рассматривают всю цепь экспериментальных данных в свете теории эволюции органического мира. Ставшие уже традиционными проблемы наследственности и изменчивости в настоящее время находят объяснение на уровне молекулярной организации организмов.

Несмотря на обилие материала о последних достижениях биологии, книга позволяет получить представление о природе самой науки как о постоянном взаимодействии новых фактов и идей.

Н. П. Наумов



Разнообразны формы диатомовых водорослей. Факт существования огромного количества самых разнообразных организмов ставит перед учеными интересную проблему. Связь между этим фактом и идеей эволюции является одним из самых ярких примеров исследования в области биологии.

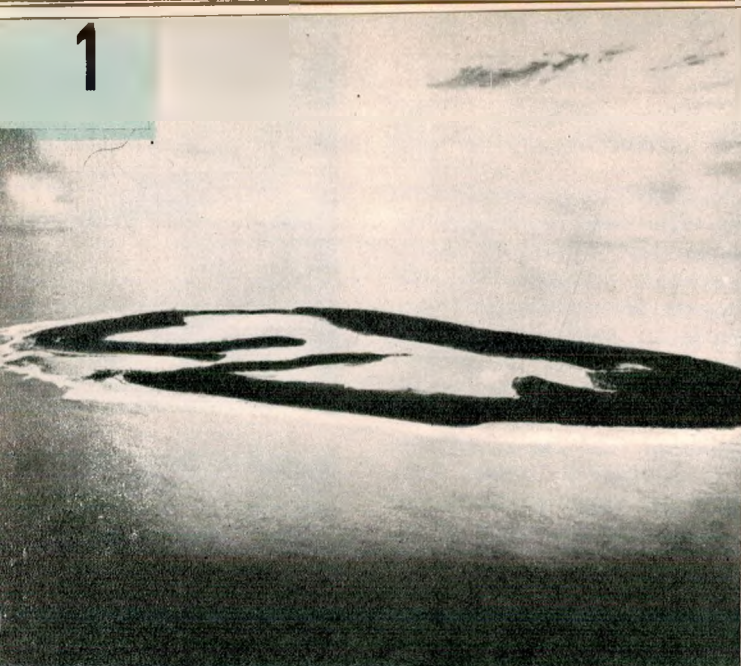
ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

ВЗАИМОСВЯЗЬ ФАКТОВ И ИДЕЙ

Для науки идеи так же важны, как и факты. Развитие и качественное изменение науки происходит в результате взаимного влияния идей и фактов. Изменчивость живых организмов — факт очевидный.

Эволюция живых организмов — это идея, которая пытается объяснить изменчивость живых организмов. По мере того как вы будете изучать это единство, вы увидите, что факты биологической изменчивости, сталкиваясь с идеями биологической эволюции, формируют наши современные представления о биологических науках. Вы узнаете, что теория эволюции опирается на идеи происхождения живых организмов. Вы начнете понимать природу науки — понимать ее как непрерывное взаимодействие между накапливающимися фактами и развиваемыми идеями.





Атоллы встречаются на юге Тихого океана и в тропиках на западе Атлантического океана — от Бермудских островов до Рио-де-Жанейро.

*

8

Наука как исследование

Что такое наука? Масса фактической информации? Или совокупность теорий? А может быть, это совокупность методов, позволяющих отыскивать факты и развивать теории? На самом деле наука — сочетание всего перечисленного. Науку часто представляют как набор голых фактов и теорий. Но, исходя из нашего понимания сущности науки, наука — это нечто живое и развивающееся. Движущей силой развития науки (теорий и фактов) является любознательность.

В этой главе мы сначала подчеркнем роль исследования в науке, сравнивая работу ученого с работой детектива. Затем мы дадим вам возможность сопоставить факты и теории на одном из примеров научного исследования. Наконец, мы вскроем природу проблем, фактов, теорий и их взаимосвязь. Кроме того, работа в лаборатории даст вам некоторые знания о процессе развития науки. Когда вы сами начнете проводить исследования в лаборатории, вы увидите, что наука — это взаимосвязь фактов и идей.

Каким образом возникают научные проблемы?

1—1. Ученые имеют дело с проблемами. Вы можете удивиться: откуда берутся научные проблемы? Несомненно, что все проблемы возникают благодаря тому, что человечеству свойственна любознательность. Большинство молодых людей любопытны. Они постоянно спрашивают, почему, как происходит это или то. Эта интеллектуальная любознательность людей всех возрастов служит громадной движущей силой в науке.

Бесспорно, трудно находить верные ответы, но ученые считают, что еще труднее четко ставить вопросы.

Вы, несомненно, знаете людей, которые заявляют, что они могут находить проблемы, но ясно сформулировать эти проблемы часто затрудняются. Вот как раз способностью ставить проблемы и обладал ученый.

Альберт Эйнштейн, выдающийся физик, говорил, что сформулировать проблему часто бывает гораздо труднее, чем ее разрешить, причем разрешение проблемы является главным образом делом математики и экспериментального мастерства. Чтобы поднять новые вопросы, новые возможности, рассмотреть старые проблемы под новым углом зрения, необходимо творческое воображение вместе со способностью оценивать действительные успехи в науке.

По степени важности проблемы бывают самыми разнообразными. Чтобы быть ученым, необязательно быть гениальным, так как всегда найдутся задачи по способностям. Но первый шаг заключается в том, чтобы понять проблему и сформулировать ее четко и ясно.

1—2. Наука подобна следственной работе. Чтобы проиллюстрировать развитие науки, представим себе ученого в роли детектива. Как и детектив, он постоянно вовлекается в разрешение какой-то задачи. Деятельность ученого направлена только на решение данного вопроса.

Эйнштейн считал, что ученый, читающий книгу природы, должен сам найти решение, так как он не может, подобно нетерпеливым читателям, заглянуть в конец книги. Читатель тоже является исследователем, пытающимся выяснить, хотя бы приблизительно, взаимосвязь явлений в их многообразном сочетании.

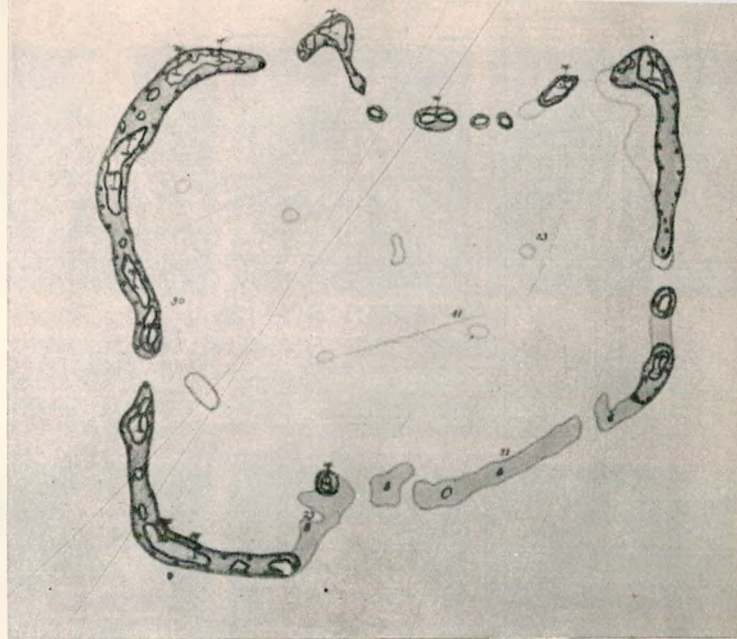
Чтобы получить даже частичное решение какой-то проблемы, ученый, используя творческое воображение, должен собрать необходимые факты, логично связать и объяснить их.

1—3. Творческая роль науки. Итак, перед решением проблемы ученый или детектив должен исследовать ситуацию и собрать факты, касающиеся данного случая. (Фактом называется любое наблюдение, которое может быть подтверждено многими людьми.) Творческая роль работы ученого, однако, состоит в том, что он вначале ищет пробное решение проблемы. Это предварительное решение, называемое **гипотезой**, должно объяснять не только все известные факты, но и предсказывать другие события, которые могут произойти. Объяснение и предсказание, таким образом, являются двумя основными функциями гипотезы.

Затем на основе гипотезы исследователь отыскивает новые факты или проводит наблюдения.

Чарлз Дарвин говорил, что любое наблюдение должно подтверждать или опровергать какую-то точку зрения. Если новые наблюдения подкрепляют точку зрения или гипотезу, гипотеза подтверждается. С другой стороны, если новые наблюдения противоречат гипотезе, она должна быть пересмотрена или отброшена, а вместо нее сформулирована новая гипотеза.

Исследователи, как и детективы, формулируют и затем проверяют различные гипотезы, прежде чем проблема будет решена. Эйнштейн подчеркивал, что творческая часть работы продолжается даже тогда, когда ученый в какой-то момент отключается от научной работы. Многие великие ученые вспоминают, что некоторые их лучшие научные идеи приходили к ним во время случайных прогулок или



1—11. Зарисовки атолла, сделанные Дарвином. Цифры означают глубину воды в морских саженях (одна морская сажень равна 6 футам). *1,829 метров*

1 фут = 0,305 метра
отдыха. Но такого рода вдохновение обычно появляется после тщательного обдумывания и исследования.

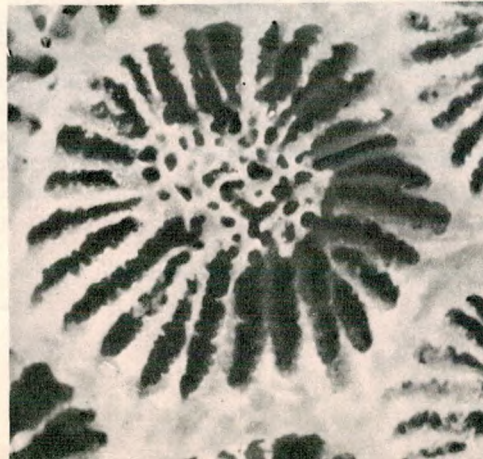
9

● **Проблемы возникают из естественной человеческой любознательности.** В попытке разрешить их ученого можно сравнить с детективом. Как ученые, так и следователи собирают факты, формулируют гипотезы и проверяют их новыми фактами. Эйнштейн обращает особое внимание на творческую деятельность, которая является частью научного исследования.

● Проверьте себя

1. Что является ключом к разгадке: факт или гипотеза? 2. Как у исследователя формируется гипотеза? 3. Какова связь между фактами и идеями в науке? 4. Какое значение в исследовании имеет любознательность?

1—2. Слева — рисунок окаменевшего коралла, в котором видны небольшие углубления, когда-то занимаемые коралловыми животными. В центре — фотография окаменевшего коралла вблизи. Справа — фотография живых кораллов с выступающими щупальцами.

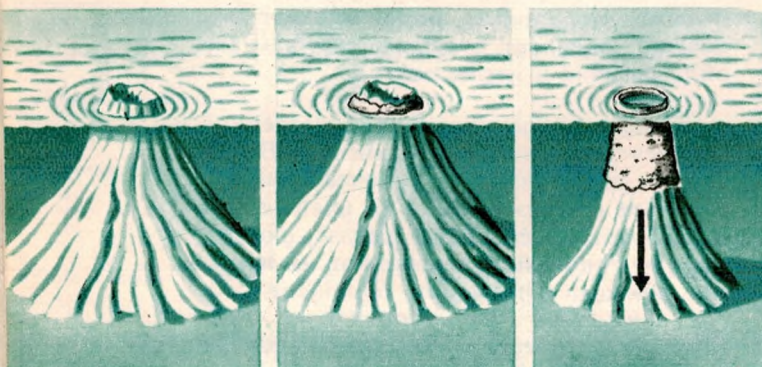




КРАТЕРНАЯ ГИПОТЕЗА



КОРАЛЛОВО-ИЗВЕСТНЯКОВАЯ ГИПОТЕЗА



ГИПОТЕЗА ДАРВИНА (1809-1882)



ЛЕДНИКОВАЯ ГИПОТЕЗА

Р. Дейли
стр. 2.11

1—3. Четыре гипотезы образования атоллов.

Пример проблемы

1—4. Как образуются коралловые острова? В 1831 г. Чарлз Дарвин, великий английский естествоиспытатель, участвовал в научной экспедиции вокруг земного шара. Вы узнаете о Дарвине, его путешествиях и идеях в последующих главах, а здесь мы коснемся только некоторых наблюдений, которые ему удалось сделать в южных водах Тихого океана. Во время своего путешествия он особенно заинтересовался островами с лагунами. Острова с лагуной, известные также под названием атоллов, обычно напоминают по форме кольцо. Каждый атолл окружает определенный участок воды, называемый лагуной (рис. 1—1). Диаметр этих островов колеблется от нескольких сотен метров до 10 км. Острова состоят из известняковых отложений, мелких животных и растений. На рисунке 1—2 показаны некоторые маленькие коралловые животные и образцы коралловых скал.

Дарвин отмечает, что почти каждый путешественник, который пересекал Тихий океан, выражал безмерное удивление, когда попадал на атоллы и пытался как-то объяснить их образование.

Проблему, которая возникла перед Дарвином, можно выразить в виде следующего вопроса: почему эти острова обычно имеют форму кольца и почему внутри них имеется лагуна? Давайте рассмотрим некоторые гипотезы, предложенные для разрешения этой проблемы. Во времена Дарвина популярным объяснением образования атоллов было следующее: атоллы являются кратерами потухших вулканов, образовавшихся на дне океана; это коралловые скалы, образовавшиеся на краю кратеров; атоллы представляют собой коралловые гребни, выросшие до поверхности океана. Согласно первой гипотезе, форма островов представляет собой форму вулканических кратеров, на которых они образовались. Наглядно гипотеза образования атоллов из кратеров представлена на рисунке 1—3 (вверху).

По второй гипотезе (о коралловых отложениях) предполагается, что коралловые животные, жившие на возвышенностях дна океана, возможно, при некоторых обстоятельствах откладывались на дне, постепенно достигая поверхности воды. Коралловые животные, живущие

на внешних сторонах отложения, могли добывать пищу в открытом океане, в то время как те, которые жили в толще воды, были лишены пищи и поэтому постепенно отмирали. Таким образом, в центральной части острова могла образоваться лагуна (рис. 1—3).

1—5. Предсказание в гипотезе Дарвина. Во время путешествия Дарвин проделал ряд измерений глубины океана в местах расположения кольцеобразных островов и обнаружил, что там суша резко обрывается. Строение океанского дна вокруг островов на различных глубинах представляло большой интерес. На глубине около 20 м были обнаружены только коралловые скалы. На глубине около 60 м была найдена смесь коралла с песком, а глубже 60 м кораллов совсем не было обнаружено.

Тот факт, что коралловые скалы не были обнаружены глубже 60 м, привел Дарвина к мысли, что кораллы не могли расти на дне океана. Они могли выжить только в неглубоких местах. Для того чтобы объяснить известные наблюдения, он выдвинул следующие предположения: 1) вулканическая гора поднялась до поверхности океана; 2) коралловые животные прикреплялись к горе на поверхности океана, и таким образом постепенно образовывались коралловые скалы; 3) впоследствии горы постепенно погружались, и в итоге пик оказался ниже поверхности воды океана; по мере опускания горы и прикрепившихся к ней кораллов большая часть коралловых скал образовывалась вблизи поверхности океана и главным образом на внешней стороне островов, а не в лагунах. Таким образом, кольцеобразная форма кораллового острова является доказательством того, что гора была фундаментом, на котором образовался коралловый остров (рис. 1—3). Эта гипотеза объясняет как кольцеобразную форму атоллов, так и отсутствие кораллов на больших глубинах вдоль береговой линии.

Не все были согласны с гипотезой Дарвина, но интригующая проблема образования атоллов привлекала к себе многих ученых. Дарвин понимал, что противоположные взгляды очень часто приводят к возникновению новых научных идей, за которыми следуют открытия.

Дарвин видел один выход для проверки своей гипотезы, которая объясняла

некоторые факты, а также заключала в себе новые предположения. Его гипотеза предсказывала, что бурение атоллов на достаточно большой глубине подтвердит наличие вулканических пород.

1—6. Предсказание Дарвина проверяется. В 1900 г. атоллы были пробурены несколько раз. На острове Эндиветок исследователи пробурили 1300 м известняка и наткнулись на вулканическую породу. Хотя вулканическая порода была обнаружена на большей глубине, чем предсказывал Дарвин, это подтвердило его гипотезу, что такие острова покоятся на осевшей вулканической основе.

Спустя несколько лет Реджинальд Дэйли из Гарвардского университета выдвинул новую гипотезу, согласно которой большое значение приписывалось гигантским континентальным ледникам (глетчерам), или ледовым полям, которые, как известно, наблюдались в течение последнего миллиона лет. Было установлено, что, по мере того как образовывались ледники, уровень воды в океане понижился на несколько сотен метров за счет перемещения воды в моря с низким уровнем.

Падение уровня воды привело к оголению затопленных горных вершин. Оголенные вершины подвергались воздействию морских волн.

На рисунке 1—3 приведена схема, иллюстрирующая ледниковую гипотезу. Коралловые животные прикреплялись по краю выветрившейся поверхности. Позже, по мере того как ледники таяли и уровень воды поднимался, горы опять затоплялись, а кораллы постепенно наращивались до уровня океана. Однако наличие известняка на всей глубине до 1300 м на острове Эндиветок подтверждает гипотезу Дарвина о том, что горы сами постепенно опускались.

В настоящее время гипотеза Дарвина и ледниковая гипотеза в одинаковой степени служат объяснением всех явлений, касающихся образования атоллов. На самом деле, конечно, ни одна из этих гипотез не способна объяснить данные так, чтобы это удовлетворяло всех ученых. По мере того как обнаруживаются новые факты, новые гипотезы должны дать объяснение этим фактам. Как мы уже не раз подчеркивали, наука представляет собой постоянное взаимодействие фактов и идей.

● В этом разделе мы привели характерный пример, иллюстрирующий взаимодействие фактов и идей в науке. Описаны факты, касающиеся коралловых островов. Известняковая структура, своеобразная форма островов, наличие коралловых животных—это факты, которые каждый из нас может наблюдать. Различные гипотезы пытались объяснить эти наблюдения. Дарвином в его гипотезе были сделаны определенные предсказания. Но гипотезы не являются фактами. Напротив, каждая гипотеза состоит из ряда предположений. Эти предположения видоизменяются в зависимости от необходимости так, чтобы они могли объяснить имеющиеся факты. Динамический процесс создания и проверки гипотез обеспечивает науке ни с чем не сравнимую привлекательность.

◆ Проверьте себя

1. Какие факты добавил Дарвин к известным ранее сведениям о коралловых атоллах? 2. Какие факты о коралловых атоллах были выяснены после Дарвина? 3. В чем преимущество гипотезы Дарвина об образовании атолла? 4. Что делают ученые, если новые факты нельзя объяснить какой-либо гипотезой?

Работа ученых

1—7. Ученые собирают факты путем наблюдений. Мы уже определили факты как любые наблюдения, которые могут подтвердить многие люди. Ученый, если это нужно, должен уметь в любое время повторить свои опыты, которые, в свою очередь, могут быть воспроизведены и другими учеными. Вспомним факты, которые собрал Дарвин при изучении проблемы атолла. Наблюдение включает любые сведения, полученные прямо или косвенно, посредством одного или более органов чувств — обоняния, вкуса, слуха, осязания, зрения — или инструментов, которые расширяют возможности наших органов чувств. Факты, связанные с какой-либо определенной проблемой, называются данными.

В большинстве случаев ученые принимают факты без возражений. А вот интерпретация фактов часто вызывает споры. Когда ученый интерпретирует факты, он обычно делает это в свете каких-то

гипотез, как мы уже могли убедиться на примере проблемы атолла.

1—8. Ученые формулируют гипотезы. Несмотря на то что построение гипотез, по-видимому, наиболее важно в развитии науки, мы не можем сказать ничего определенного относительно того, как они формируются.

Формирование гипотез является творческим процессом, и его можно рассматривать как искусство в науке.

Многие ученые говорили, что их гипотезы были «удачными догадками» или «внушенными со стороны предчувствиями». Они ничего не могли добавить к этому, потому что просто не могли описать те ступени, которые их привели к формированию гипотезы. Довольно легко описать структуру и функцию гипотезы, но описать ее создание — совсем другое дело.

Гипотеза обычно складывается из группы взаимосвязанных утверждений или предположений, которые, по мнению ученого, являются возможным решением проблемы. Гипотеза может содержать одну сложную цепь утверждений.

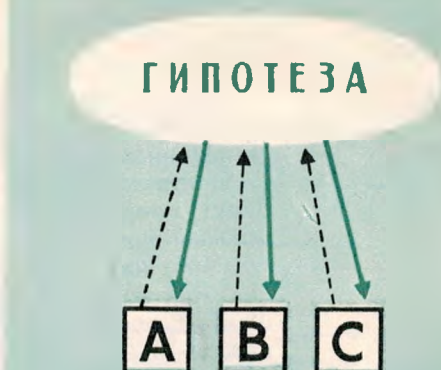
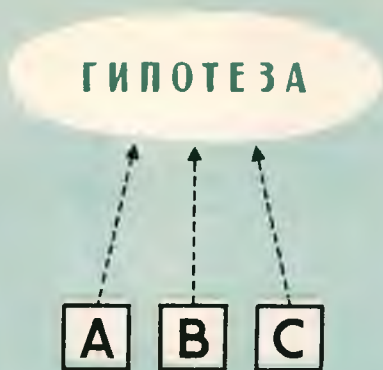
Необходимо сказать несколько слов о взаимосвязи гипотезы и теории. Некоторые ученые используют эти термины так, как будто они означают одно и то же. Но большинство ученых предпочитают использовать термин «гипотеза» при описании первых попыток решить проблему. Если гипотеза пройдет повторные испытания или проверку и получит общее признание, ее можно называть теорией.

Эйнштейн писал, что функция гипотезы имеет двойное значение. (Во-первых) она должна объяснять проблему, т. е. она должна объяснять все известные факты или данные, связанные с определенной проблемой. Гипотеза должна связывать воедино факты и объяснять их взаимосвязь. (Во-вторых) гипотеза должна приводить к предсказанию новых сведений. Если гипотеза предсказывает какой-то новый факт, а эксперименты подтверждают это предсказание, гипотеза получает подтверждение.

Например, гипотеза Дарвина об образовании атолла должна была объяснить три факта: наличие лагун в центре островов; обрыв внешнего края берега островов; отсутствие кораллов на глубине более 60 м. На рисунке 1—4 эти факты обозначены буквами А, В и С. Пунктирные



1—4. Взаимосвязь между фактами и гипотезами.



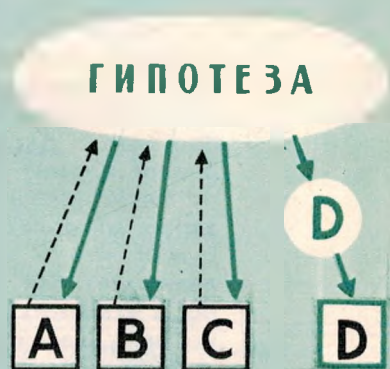
стрелки на диаграмме, идущие от первоначальных фактов к гипотезам, указывают на то, что эти факты были известны до того, как была сформулирована гипотеза, и они, таким образом, могли послужить созданию гипотезы. Сплошные стрелки, идущие от гипотезы к фактам, указывают на то, что гипотеза должна объяснять эти факты.

Гипотеза Дарвина не только объясняет факты А, В и С, но, кроме того, предсказывает, что острова покоятся на вулканических породах. Последующая проверка подтвердила это предсказание. Это проверенное предсказание (показано как D на рисунке 1—4) обеспечило поддержку гипотезе Дарвина. Однако дополнительные опыты открывают новые факты, которые включаются в ход размышлений над проблемой коралловых атоллов.

Подтверждение факта, предсказанного гипотезой, важно для ученого по двум причинам. Во-первых, это помогает ему решить вопрос о том, стоит ли он на правильном пути. Несколько гипотез могут объяснить факты А, В и С, но только одна может предсказать факт D. Подтвержденное предсказание позволяет ученому выбрать одну из многих гипотез. Во-вторых, новые факты могут предполагать новые взаимосвязи, которые приведут к еще более крупным открытиям, как и было с гипотезой Дарвина.

Вторая часть этой книги посвящена гипотезе, связанной с происхождением жизни на Земле. Эта гипотеза состоит из серии связанных между собой предположений. Вы увидите, как эти предположения позволяют объяснить известные факты и предсказать новые.

Фотография 1—5 даст вам возможность найти взаимосвязь проблем, фактов и гипотез.



1—5. Какие факты здесь представлены? Какая проблема возникает из этих фактов? Какую гипотезу вы можете предложить для разрешения этой проблемы?

1—9. Гипотеза проверяется опытным путем. Ценность научного опыта заключается в проверке гипотез. После того как будут предсказаны новые факты, они должны быть подтверждены экспериментом или наблюдением. Правильное экспериментирование направлено на разрешение определенной проблемы. Бывает и так, что ученому приходит в голову остроумный эксперимент, не обязательный для проверки его гипотезы, но открывающий совсем новые перспективы.

В следующих главах можно прочесть о некоторых таких экспериментах.

Важным этапом лабораторной работы считается контрольный эксперимент. Он служит для проверки какой-либо части проблемы. Давайте предположим, что биолог кормит лабораторных животных по запланированной диете. В нее входят зерно, мясо, сахар и витамины. Он обнаружил, что у животных появилась болезнь, которая действует на их способность усваивать сахар. Если он хочет точно знать, какой эффект вызывает сахар, он будет изменять количество сахара, даваемое в пищу животным. Однако количество других продуктов (зерно, мясо, витамины), а также питьевая вода и влажность воздуха должны оставаться постоянными. Если будет обнаружено какое-либо изменение у животных при колебании количества сахара в пище, ученый может быть уверен, что это было вызвано сахаром, а не чем-то другим.

Постановка экспериментов не всегда тщательно планируется. Классический пример плохо планируемой деятельности мы можем найти в работе средневекового алхимика. Алхимики были «экспериментаторами», которые пытались получить золото из смеси других веществ. Они испытывали одну смесь за другой, надеясь на случай. Это можно назвать методом «проб и ошибок». Ученые обычно называют такой метод исследования эмпиризмом. Эмпиризм — метод, почти полностью основанный на наблюдениях за итогами «проб и ошибок», когда гипотеза отсутствует или используется в незначительной степени. Эмпирические знания — это знания, полученные с помощью прямого, но unplanned наблюдения.

Как вы знаете, большое количество исследований сейчас направлено на разре-

шение проблемы раковой опухоли. Пример использования метода «проб и ошибок» в разрешении этой проблемы может выглядеть следующим образом. Предположим, что раковая и нормальная ткани помещены в пробирки, в которых они могут расти в одинаковых условиях питания. Предположим, что в разных опытах мы произвольно добавляем разные химические вещества в пробирки в надежде на то, что будет обнаружено вещество, вызывающее гибель раковых клеток и совершенно не влияющее на жизнедеятельность нормальных клеток. Такого рода экспериментирование можно считать примером чистого эмпиризма, в котором роль теории сведена к минимуму.

Ученые наших дней иногда могут прибегать к помощи эмпиризма, если нет другого выхода, но как научный метод эмпиризм обычно малоэффективен и малопродуктивен.

1—10. Эйнштейн предлагает модель проблемы. Рассмотрим еще один пример из работ Эйнштейна, чтобы легче усвоить основные положения науки, которые уже обсуждались. Эйнштейн различает факты и предположения: он говорит, что в нашей попытке понять реальность мы, в какой-то степени, похожи на человека, пытающегося понять механизм закрытых часов. Он наблюдает за циферблатом и движущимися стрелками, даже слышит тиканье часов, но не знает, как они открываются. Если он изобретателен, то мысленно может представить себе механизм, ответственный за все, что видит. Но он не может быть уверенным в том, что только его представления объясняют наблюдения. Факты могут быть следующие: циферблат, движущиеся стрелки, тиканье (рис. 1—6). Как же сформулировать гипотезу и ее предположения? Эйнштейн отвечает: что если человек изобретателен, он сможет представить себе мысленно «картину» или идею механизма, заключенного в корпусе часов и поэтому недоступного для прямого наблюдения. Эта «картина» может объяснить эмпирические факты.

Эйнштейн напоминает, что в такой ситуации предполагается, что человек не может открыть футляр. Мысленная картина невидимого механизма, находящегося внутри футляра, представляет собой гипотезу, содержащую несколько предположений в такой последователь-

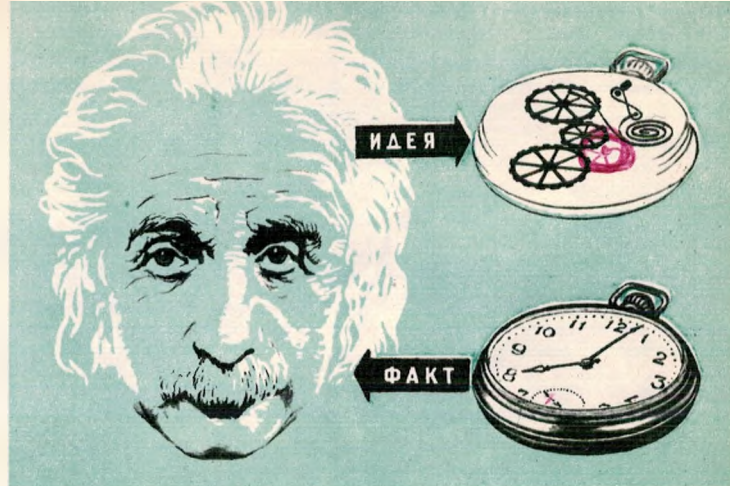
ности: 1) имеются две большие и одна маленькая шестеренки и одна пружинка; 2) заводная головка, связанная со шкивом, и т. д. Может возникнуть и несколько гипотез с различными предположениями, как это было, например, в случае с коралловыми островами. При этом не следует забывать, что гипотеза, даже если она справедлива, все равно подвергнется изменению. Предположения не являются фактами (наблюдениями), и, по мнению Эйнштейна, ученый не может быть уверен в том, что его представление единственное, которым можно объяснить наблюдения.

Не последний раз мы говорим о наблюдениях, эмпирических данных, предположениях, гипотезах и теориях. Все описанное в этой книге будет яркой иллюстрацией того, что содержание и методы биологической науки отвечают самым высоким требованиям современного естествознания. Мы надеемся, что вы разовьете в себе умение отличать наблюдения от предположений. Мы полагаем, что лаборатория даст возможность для исследовательской работы по интересующим вас вопросам. Мы хотим, чтобы вы собирали данные, формулировали собственные гипотезы и научились выдвигать предположения. Благодаря этому вы поймете, как факты взаимодействуют с идеями в области биологии.

● *Научные факты — такие наблюдения, которые могут быть повторены и проверены. Любознательность является жизненно необходимым элементом в постановке научных проблем. Ясная и краткая формулировка проблемы является существенной чертой настоящей науки. Контрольные эксперименты важны при проверке гипотезы; эмпиризма же, или метода «проб и ошибок», нужно по возможности избегать. Задача гипотезы заключается в объяснении фактов, относящихся к данной проблеме. Гипотеза должна быть средством предсказания новых фактов.*

◆ Проверьте себя

1. Каковы две главные функции гипотезы? 2. Как связаны гипотезы и эксперименты? 3. Чем отличаются контрольные эксперименты от эмпирического подхода к проблеме?



1—6. Эйнштейн сравнивает наблюдаемые явления с закрытыми часами.

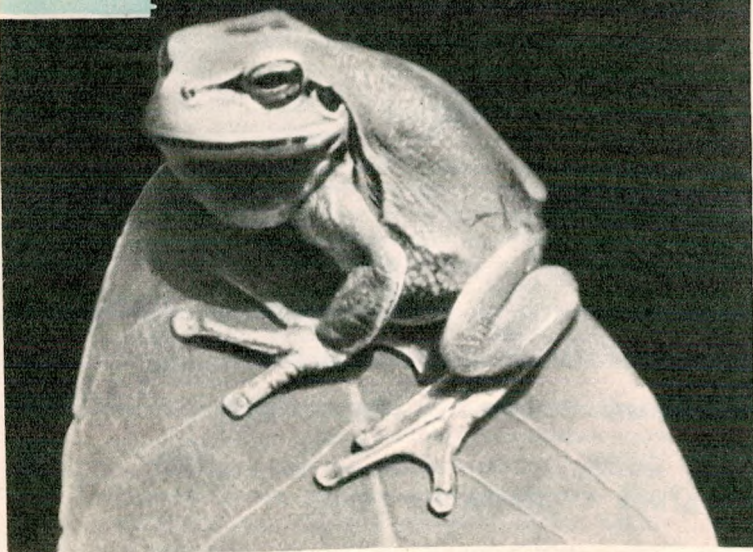
КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Наука — это совокупность фактов, гипотез и теорий, а также деятельность, направленная на установление связей между фактами и гипотезами. Повторенные и подтвержденные наблюдения факты являются фундаментом науки. Факты и человеческая любознательность помогают разрешать научные проблемы. Назначение гипотез и теорий заключается в обеспечении логических решений научных проблем. Гипотеза плодотворна только в том случае, если она выдвигает новые идеи и предположения, доступные экспериментальной проверке. Если гипотеза подтверждена и становится общепринятой, ее можно считать теорией.

15

Контрольные эксперименты важны при испытании гипотез и открытии новых фактов. Эксперимент заключается в изменении только одной части опыта, тогда как его остальные части остаются неизменными. Эмпиризм обычно приводит к пустой трате времени и является непродуктивным.

Проблема происхождения коралловых островов и связанные с ней гипотезы служат примером, иллюстрирующим природу научного исследования. Тайна коралловых островов — только один из многих примеров специфики исследовательской работы в науке. Существует несколько гипотез для объяснения возникновения коралловых островов. Но ни одна из гипотез не дает исчерпывающего объяснения. В науке имеется еще много нерешенных проблем.



Лягушка, зеленое растение и множество невидимых организмов, населяющих водоем, — примеры огромного разнообразия живого.

16



Многообразие живых существ

На нашей планете насчитывается множество миллионов различных организмов, или живых существ. Они живут в воздухе, на земле и в воде. Живые существа не только многочисленны, но и очень многообразны. (См. форзацы и цветные таблицы.) Живые существа — это виды растений и животных (от микроорганизмов до гигантских китов и секвой). Именно такое удивительное многообразие поставило перед биологами многочисленные проблемы. Здесь заложены тайны, которые ждут своего разрешения.

Невозможно изучать каждый организм в отдельности. Перед тем как приступить к изучению живых существ, человек должен был придумать какую-то систему их классификации для разделения по группам. Однако полная система классификации окончательно не создана и до сих пор, так как некоторые организмы трудно отнести к какой-либо определенной группе.

Классификация живых существ

2—1. Различные методы классификации. Вы уже знакомы с основными группами живых существ, или организмов. Например, вы знаете, что живые существа, окружающие вас, можно разделить на растения и животных. Вы также знаете, что животные и растения бывают разных видов. Если вас попросят перечислить известные вам виды, то в ваш список могут попасть животные: лошадь, собака, крыса, лев, дождевой червь, бабочка-капустница. Из растений вы назовете, по-видимому, березу, клен, розу, землянику. Словом, вы сможете перечислить несколько сотен различных видов организмов. Биологи считают, что в настоящее время на Земле их около 2 000 000 видов. Но в будущем, возможно, будут открыты еще новые виды.

Совершенно очевидна трудность изучения каждого вида и разновидностей организмов. Если бы в нашем распоряжении был 1 000 000 видов различных организмов и если бы мы на изучение каждого из них затратили хотя бы 10 минут, то сколько бы мы всего потратили времени? Работая по 24 часа в сутки, без перерывов на обед и сон, на это понадобилось бы 19 лет! И в результате мы бы узнали лишь очень немногое о каждом из этих видов.

Для того чтобы найти пути к проблемам, возникающим благодаря огромному многообразию жизни, ученые делят большие группы растений или животных на меньшие. Признаки, по которым определенные организмы сходны или отличаются друг от друга, помогают нам сгруппировать их. Размещение живых существ по группам или категориям называется **классификацией**.

Человек склонен распределять все виды объектов по группам или категориям. Это удобно. Например, у членов автомобильных клубов есть свои методы классификации четырехколесных экипажей. Вы можете собирать почтовые марки и классифицировать их по странам. Однако некоторые филателисты группируют марки по темам, например по изображению известных зданий или животных и т. д. Но все эти системы классификации имеют один общий признак: все они основаны только на поверхностном наблюдении (цветн. табл. 1). **329**

*Хвойное дерево
(для наземных
сообществ)*

В 1-й главе знание, основанное полностью на наблюдении, было определено как эмпирическое. Классификацию, основанную исключительно на наблюдении сходства предметов, можно, таким образом, назвать эмпирической.

Раньше биологи использовали для классификации живых существ эмпирический метод. Даже сегодня биологическая классификация во многом эмпирична. Но современная биология пытается подойти к проблеме классификации, не ограничиваясь только наблюдениями. Как вы увидите, этот новый метод использует гипотезы для того, чтобы найти связи между живыми существами.

2—2. Ранние попытки классификации. Греческий философ Аристотель, который жил около 350 лет до нашей эры, считал, что на земном шаре насчитывается всего несколько сотен видов животных и растений.

Аристотель и его ученик Теофраст работали приемлемую классификацию ограниченного числа видов растений и животных, известных в то время. Растения были разделены на травы, кустарники и деревья. А животные были классифицированы согласно сфере их обитания: водные, сухопутные и обитающие в воздушной среде. Другой философ предлагал систему, по которой все животные подразделялись на полезных, вредных и ненужных. Много других систем было предложено естествоиспытателями, но все эти системы были полностью эмпиричны и основаны исключительно на наблюдениях.

И только в XVII веке нашей эры англичанин Джон Рэй попытался дать заслуживающую внимания систему классификации и определения вида. Согласно Рэю, вид представляет собой группу сходных индивидуумов, имеющих общих предков. Он говорил, что вид никогда нельзя получить из семени других видов. Другими словами, особей данного вида нельзя получить от особей других видов. Рэй утверждал, что организмы с небольшими различиями еще можно было бы считать тем же самым видом, если бы у них были общие предки. Работа Рэя является одной из первых попыток комбинировать эмпиризм с теоретическими представлениями. Наблюдения над живыми существами сочетались с гипотезой, касающейся видов. Однако необходимо подчеркнуть, что Рэй, как и его современники, предпола-

гал, что число истинных видов в природе фиксированно и ограничено, и, таким образом, вполне обоснованно можно считать их постоянными и неизменными.

Шведский натуралист Карл Линней построил классификационную систему, основанную на предложенной Рэем идее видов. Линней понимал, что одной из важных задач науки является отыскание закономерного порядка в природе. По Линнею, каждый организм должен иметь свое определенное место в жизни. Он стремился классифицировать все виды согласно их положению в природе. Всю свою жизнь Линней работал над классификацией растений и животных. Современная классификационная система берет свое начало из работы Линнея «Система Природы» (10-е издание, 1758).

По Линнею, вид представляет собой группу организмов, которые сходны с определенным идеальным типом. Он думал, что виды фиксированы и неизменны с того момента, когда были созданы, и никогда не меняются. Таким образом, каждый организм можно было сравнить с идеальным типом и отнести в ту же группу. Если организм так или иначе отличается от идеального типа, его рассматривают как случайное отклонение. Во времена Линнея ощущалась острая нужда в авторитетных специалистах в области классификации ввиду резкого увеличения числа растений и животных, открываемых и описываемых натуралистами. Так, к 1600 г. было известно около 6000 видов растений, а через 100 лет это число увеличилось в 3 раза. По системе Линнея сходные виды объединяются в большую группу, называемую родом. Он дал латинское наименование каждому роду и виду. Таким образом, одно и то же наименование может быть признано и использовано во всем мире. Некоторые из этих наименований сохранились до сих пор. Например, Линней дал наименование *Canis familiaris* собаке и *Canis lupus* — волку; *Canis* — название рода; *Canis familiaris* и *Canis lupus* — названия видов. По Линнею, сходные виды должны принадлежать к одному и тому же роду (рис. 2—1).

Линней, подобно многим биологам того времени, верил, что виды не изменялись, хотя он и не отрицал того, что некоторые виды могут вымереть. Во время путешествия он собрал ископаемые ко-



2—1. Волк, овчарка и болонка служат примерами огромного многообразия одного вида.

сти животных, которые не были известны людям в его время. Это навело его на мысль о том, что на Земле, по-видимому, когда-то существовали животные, неизвестно когда вымершие. Но вскоре он отказался от этой идеи из-за того, что она не совпадала с его предположением о постоянстве и неизменности видов.

18

После Линнея многие биологи пытались найти наиболее точную систему объединения организмов в группы. Они изучали особенности скелетов, формы тела, строения конечностей и системы внутренних органов. Наблюдение за структурой было основой основ классификации. Вряд ли какая-нибудь характерная особенность анатомии исключалась из рассмотрения. После этого, на основе ряда признаков по сходству и различию, биологи пытались создать систему категорий, включающую каждое животное и растение.

Так как эта эмпирическая деятельность продолжается и до наших дней, первоначальная система Линнея подвергалась частым изменениям. Некоторые ученые распределяют все организмы в несколько больших категорий, в то время как другие делят их на много мелких групп. Несмотря на эти различия, еще до сих пор сохранились основные категории классификационной системы Линнея.

До сих пор в качестве основной группы биологи подразумевают вид. Сегодня под словом вид обычно подразумевают совокупность животных или растений, имеющих сходное строение тела, а также способность спариваться и воспроизводить потомство. Это напоминает определение, которое дал еще Джон Рэй. Таким образом, все человечество принадлежит к одному виду. Все наши домашние со-

баки относятся к одному виду, хотя они различаются размерами, цветом и формой. Различные разновидности розы относятся также к одному виду.

Сегодня, как и во времена Линнея, сходные виды относят к одной большой группе, называемой родом. Таким образом, вид Волк и вид Собака относят к одному роду Собака (*Canis*). Как и в системе Линнея, сходные роды объединяют в еще большие группы — **отряды**, а отряды — в **классы**. Высшая систематическая группа называется **типом**. Все известные на Земле животные сгруппированы в относительно небольшое число типов. Примеры классификации различных организмов даны на цветных таблицах 2—13 и в каталоге живой природы (стр. 461).

2—3. Некоторые организмы трудно классифицировать. Часто, однако, бывает трудно найти данному организму место в одной из установленных категорий. Он может иметь свойства одной группы, но быть сходным с членами какой-нибудь другой группы. Например, микроскопический организм эвглену зеленую зоологи относят к группе животных, в то время как ботаники относят ее к растениям. Зоологи говорят, что эвглена присущи признаки, характерные для животных, а ботаники подчеркивают, что этот организм питается так же, как и растения. Если бы это относилось только к эвглене, мы могли бы рассматривать ее как исключение. Однако имеется много аналогичных примеров. В самом деле, бактерии, дрожжи и многие простейшие, по мнению некоторых ученых, нельзя относить ни к животным, ни к растениям.

Мы сталкиваемся с реальными проблемами в пределах любой системы класси-

фикации живых существ. В разработанной Линнеем системе не было места для отклонений от идеального типа, потому что система покоилась на предположении о том, что виды не изменяются.

И сегодня еще можно встретить разногласия среди биологов относительно классификации некоторых организмов и определения вида, к которому они принадлежат. Другими словами, абсолютно законченной системы классификации еще не разработано. Однако трудности классификационной системы Линнея можно понять, если выдвинуть предположение о том, что живые существа изменяются в течение долгого периода времени. Это предположение привело к развитию теории эволюции.

● Для того чтобы изучать огромное многообразие жизни, необходимо найти метод классификации. Почти 300 лет назад растения и животных классифицировали только эмпирически, на основе сходства внешних признаков. Определение вида, данное Джоном Рэем, и работы Линнея способствовали созданию системы классификации, в которой за основу было взято сходство строения. В основе этой системы лежало предположение, что виды фиксированны и неизменны. Система Линнея привела к трудностям, так как многие особи отличались от его идеальных типов. Понятие об изменчивости внесло основную идею в современную биологическую систему классификации, которая использует эмпирические наблюдения, но основывается на теории.

◆ Проверьте себя

1. Что такое классификация? 2. На чем основана эмпирическая классификация? 3. В чем основные принципы классификации у Аристотеля и Рэя? 4. Какое содержание в понятие «вид» вкладывали Рэй и Линней? 5. Есть ли что-нибудь общее между классификацией и идентификацией объекта по его наименованию? 6. Что понимают под термином «вид» современные биологи?

Изменчивость и теория эволюции

2—4. Теория эволюции позволяет объяснить изменчивость. Идея о том, что организмы развиваются в течение поколений, интересовала многих натуралистов. В произведениях ранних греческих фило-

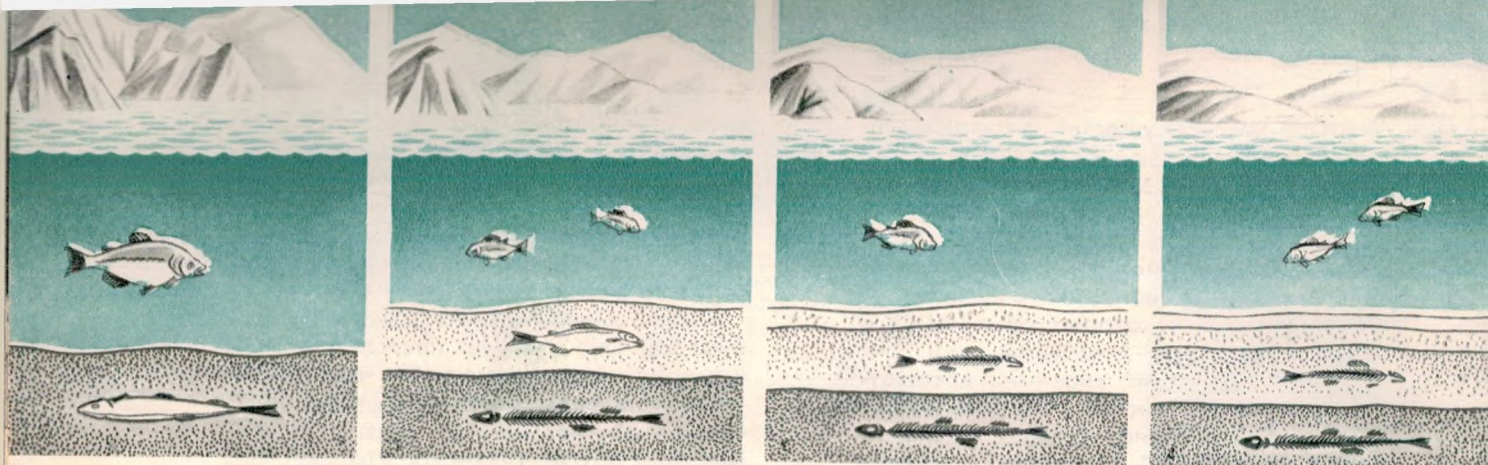
софов говорится о возможности образования новых живых форм из других, ранее существовавших. В XIX веке знаменитый биолог Чарлз Дарвин обосновал теорию, которая вскоре стала общепринятой. Работа Дарвина будет детально рассматриваться в главе 3.

Каково значение теории эволюции для биолога? Она означает прежде всего то, что живые организмы могут изменяться, что целые виды могут превращаться из одних в другие, что одни виды могут вымирать, а другие возникать. Это означает, следовательно, что те виды растений, которые существуют в настоящее время на Земле, сильно отличаются от тех, которые когда-то возникли впервые. Это означает также и то, что многие виды растений и животных в определенный период перестали существовать, и мы знаем их только по найденным ископаемым остаткам.

Для того чтобы объяснить факты, была создана теория. Благодаря все большему накоплению знаний она проверялась более 100 лет. Современная теория эволюции объясняет почти все известные науке факты.

Подобно другим научным теориям, теория эволюции утверждалась и пересматривалась, так как во время исследования обнаруживали все новые и новые факты. Таким образом, современная теория отличается от точки зрения, которую развивал Чарлз Дарвин. Одним из основных доказательств в пользу теории является то обстоятельство, что накопленные факты не только не привели к ее гибели, а, наоборот, показали ее растущую полезность в объяснении фактов. **2—5. Ископаемые служат доказательством эволюции.** В этой главе будет приведено несколько доказательств в пользу теории эволюции. На всем протяжении этой книги вы найдете различного рода аргументы в пользу этой теории, которая, по сути дела, является главным предметом исследования современной биологии. Она служит остовам, помогающим объединить специальные области биологических наук. Данные об ископаемых в этом случае послужат одним из примеров в пользу теории эволюции.

Образование и сохранение ископаемых происходит в результате ряда счастливых для ученых случайностей. Остатки погибших организмов рано или поздно исчеза-



2—2. Образование отложений в русле реки: умершая рыба заносится взвесью частиц; захоронение второй умершей рыбы. Минеральные вещества попадают в кости второй рыбы; со временем кости полностью замещаются минералами; в течение тысячелетий образуется еще больше осадочных слоев.

20

ли, если бы не было этих случайностей. Умрет ли животное на открытом холме или в густом лесу, его труп в конце концов будет уничтожен другими организмами (от крупных птиц и шакалов до личинок мух и бактерий), и даже кости разрушатся, если они окажутся в подходящих условиях. Такая же судьба ожидает древесину, листья и плоды растений.

Иногда животное или растение погибает в ручье или реке, и взвешенные в воде частички, со временем осаждаясь, покрывают его. Вода защищает животных и растения от воздействия других организмов, и постепенно соли, растворенные в воде, пропитывают кости. То же может происходить на дне океанов и неглубоких морей (рис. 2—2). В других случаях, в результате извержения вулкана, пепел и зола покрывают слоем в несколько метров растения и животных, и они также хорошо сохраняются.

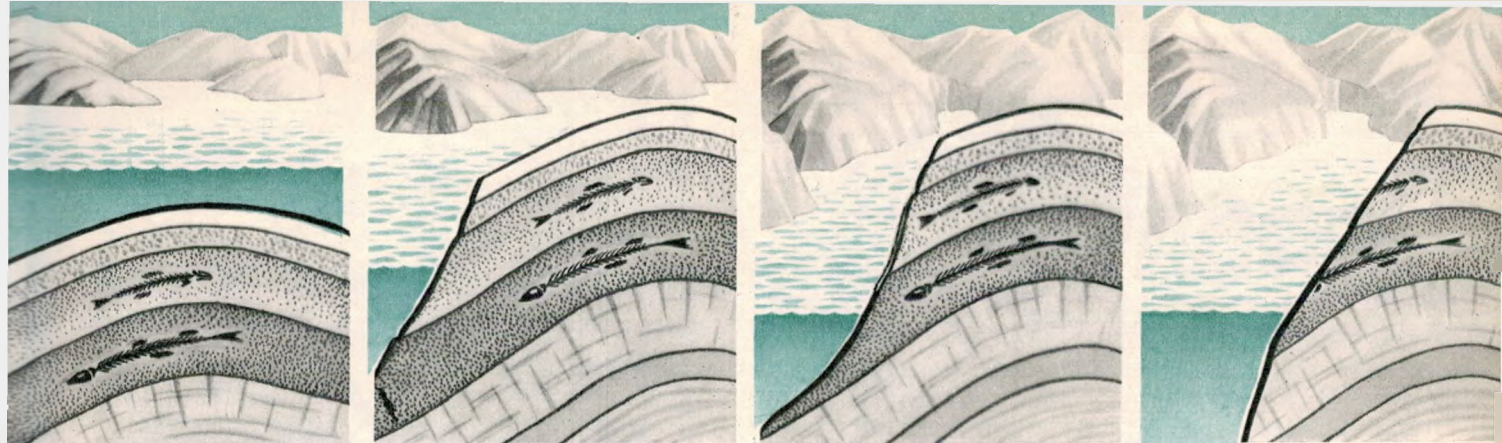
Другие ископаемые дошли до нас благодаря тому, что они попали в ямы с жидким битумом, подобно расположенным на территории ранчо Ла Бреа близ города Лос-Анджелес.

Со временем ил, гравий, пепел и другие отложения, в которых оказались ископаемые, покрываются другими отложениями. Вышележащие слои отложений давят на слои, в которых залегают ископаемые, и последние превращаются в окаменелости. Сейчас эти ископаемые можно встретить в глубине Земли. Спустя несколько лет они снова могут оказаться на поверхности Земли благодаря изменениям в поверхностных слоях Земли. Во время образования гор кора в некоторых местах могла подниматься и по-

токи воды могли размывать ущелья или каньоны в тех местах, где залежали ископаемые. Под влиянием ветра, дождя и льда стены каньонов разрушались, обнажая ископаемые остатки (рис. 2—3). Следы в скальных и других осадочных породах хранят остатки древней жизни (рис. 2—4). В наиболее древних породах обнаружены только остатки вымерших простых форм жизни. В породах последующих периодов найдены более сложные типы ископаемых. В некоторых случаях развитие определенной группы можно проследить по ископаемым остаткам от древних времен до наших дней. Большое количество обнаруженных ископаемых остатков подтверждает идею о том, что жизнь развивалась в течение долгого времени от простейших к более сложным формам.

Ископаемые позволяют изучать направления эволюции и выяснить, предками каких современных растений и животных были те или иные древние животные и растения. Для этого необходимо ввести какой-то метод исчисления времени происхождения ископаемых. Относительный возраст обычно определяется по положению ископаемого в осадочных породах, образовавшихся путем отложения песка и других осадков на дне водоемов. В самых нижних слоях этих пород находятся наиболее древние ископаемые.

Позднее были разработаны точные методы, позволяющие определять возраст ископаемых. С их помощью сделаны замечательные открытия. Так, при раскопках обнаружены останки маленького четырехкопытного животного размером с фокстерьера. Современные методы



2—3. Каким образом ископаемые могут оказаться на поверхности: осадочные слои поднимаются выше уровня моря; в процессе эрозии происходит удаление осадочных пород; вода вымывает осадочные породы; ископаемые остатки обнажаются.

указывают на то, что возраст породы, в которой находилось ископаемое, и возраст самого ископаемого равны приблизительно 60 миллионам лет. Открытие других ископаемых позволило нам проследить происхождение современной лошади от животного размером с собаку (рис. 2—5). Так же было выяснено происхождение слонов, жирафов, верблюдов и многих других животных.

Ископаемые животные служат доказательством того, что формы жизни на Земле изменялись в течение миллионов лет. Для биологов, таким образом, нет никаких сомнений в существовании эволюции живых организмов.

2—6. Теория эволюции вносит изменения в биологическую классификацию. Эта теория несет в себе идею о том, что жизненные формы изменяются в течение долгого периода времени и одни формы происходят от других. Это идея о накоплении наследственных изменений как непрерывном и всеобщем процессе. Поэтому отклонения от «идеальных типов» Линнея, о которых шла речь раньше, приобретают другой смысл, показывающий преемственность жизненных форм. Организмы, которые не похожи на определенную группу, могут послужить материалом для образования новых видов. Одни изменившиеся организмы продолжают существовать, другие вымирают, третьи могут дать начало новым формам жизни. То, что раньше считалось статичным, или неизменным, на самом деле динамично, т. е. постоянно изменяется.

При современной системе классификации организмов биологи находятся в положении, сходном с тем, в котором нахо-

дятся геологи. Они могут группировать различные организмы не только по сходству структур, но также и согласно теории — теории эволюции. Наша современная система классификации основана на предположениях о том, что определенные формы жизни произошли от других.

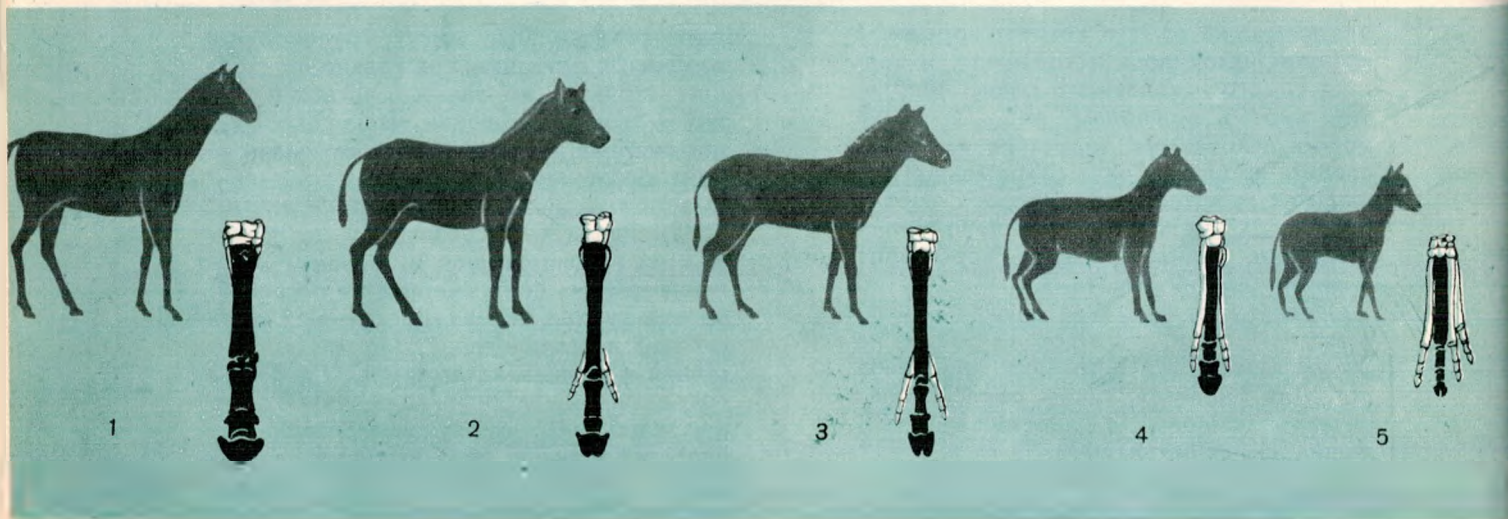
Изменения в классификации, вытекающие из теории эволюции, можно проиллюстрировать на примере двух растений: юкки и иудина дерева (рис. 2—6). Ранняя система классификации относилась к разным категориям. Однако по современной классификации считают, что они тесно связаны. Изучение строения их цветков привело ботаников к мысли о том, что эти растения имеют общего предка. Поэтому в современной системе классификации, основанной на теории эволюции, эти два растения относят к одной и той же категории — роду *Yucca*.

Изменения в классификации можно продемонстрировать также на примере мечехвоста (*Limulus*) (рис. 2—7), которого из-за внешнего сходства с обыкновенным крабом относили до недавнего времени к группе крабов. Однако после химического анализа крови было установлено, что мечехвост — вовсе не краб! Напротив, обнаружили, что, с эволюционной точки зрения, он более тесно связан с пауками. Сейчас мечехвоста относят к паукообразным Arachnida. Итак, вновь вы можете видеть, что метод классификации, основанный на теории эволюции, совершеннее чисто эмпирического подхода.

Возникает вопрос: почему метод Линнея, основанный главным образом на наблюдении, привел к системе классифика-



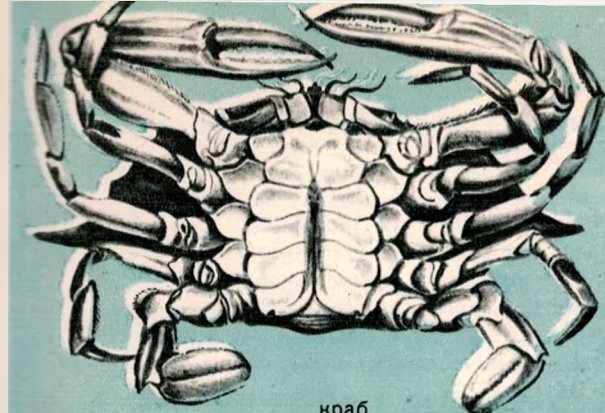
2—4. Несколько ископаемых слева: *Eurypterus remipes* — вымершее водное членистоногое; справа — *Hyaltechinus pentagonis* — возможный предок иглокожих.



2—5. Стадии эволюции лошади. Первоначально у *Hyracotherium* было четыре пальца, а у *Equus* остается только лишь один палец (копыто), обозначенный серым.

2—6. Иудино дерево (слева) и травянистое растение юкка принадлежит к одному роду — *Yucca*.





краб
(Cancer)



мечехвост
(Limulus)



паук
(Latrodectus)

2—7. Limulus теснее связан с пауком, чем с крабом.

ции, которая до сих пор пользуется всеобщим признанием? В основе теории эволюции лежит идея о том, что организмы, имеющие сходные структуры, связаны родством. Теория, кроме того, подразумевает, что организмы, сильно отличающиеся друг от друга, накапливали эти различия в течение многих веков и в настоящее время уже не столь тесно связаны, как раньше. Поэтому сходство структур до сих пор, как и во времена Линнея, плодотворно используется в качестве основного принципа при группировании. Но сегодня структурное сходство, опираясь на теорию эволюции, мы истолковываем как свидетельство близкого или дальнего родства организмов.

Таким образом, теория эволюции объясняет успешные попытки классификации биологов-систематиков прежних времен. Исходя из этой теории, ученые смогли объяснить не только огромное многообразие форм жизни на Земле, но и существование отклонений от так называемых идеальных типов. Теория эволюции заставила признать, что такие отклонения встречаются в природе везде, а не являются случайными исключениями.

♥ Проверьте себя

1. Что включает в себя теория эволюции? 2. Каковы доказательства в пользу этой теории? 3. На каком предположении основана современная классификация?

4. Что можно обнаружить, изучая ископаемые организмы? 5. Как образуются ископаемые?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Чтобы объяснить существование огромного многообразия форм жизни, нужно было создать систему их классификации. Ранние системы основывались на предположении о том, что виды постоянны и неизменны. Поэтому в них не было места для отклонений, которые встречались достаточно часто. Неудачи и успехи ранних систем классификации можно объяснить исходя из теории эволюции, в основе которой лежит идея не о постоянстве, а об изменчивости организмов. Это положение объясняет как огромное многообразие организмов, так и вариации всех установленных системой групп.

В науке обычно решение одних вопросов ставит перед исследователем ряд новых. Каковы способы или механизмы, посредством которых осуществляется эволюция? Каким образом происходили изменения видов?

В следующей главе мы сравним две различные точки зрения на механизмы, ответственные за эволюцию. В последних главах обсуждаются и другие взгляды на эту проблему.



Корабль «Бигль», на котором Чарлз Дарвин путешествовал в течение пяти лет вокруг света.



Возможные пути эволюции — две противоречивые точки зрения

Благодаря работе Чарлза Дарвина теория эволюции получила всеобщее признание. Эта теория отвергает идею постоянства видов. Напротив, она предполагает, что живые существа изменяются в течение долгого периода времени в результате наследования изменений.

Теория эволюции, объясняющая многообразие жизни, в то же время ставит другой первостепенный вопрос: каким образом происходит эволюция?

В этой главе обсуждаются две гипотезы, которые отвечают на этот вопрос. Первая гипотеза была предложена французским биологом Жаном Батистом Ламарком, а вторая — Чарлзом Дарвином. Доказательства, предположения и вообще метод, который применял Дарвин при создании теории о возможных путях эволюции, показывают роль исследования в биологии.

Взгляды на эволюцию до Ч. Дарвина

3—1. Ранние идеи об эволюции. Теория Чарлза Дарвина не была взята «с потолка». Нити, которые привели его к созданию теории, тянутся как к открытиям, сделанным другими учеными, так и к его собственным исследованиям, наблюдениям и опытам.

Понятие об эволюции появилось, как только в XVI—XVII веках возникла современная биология. В то время эта идея была отвергнута большинством мыслящих людей в пользу представления о том, что виды неизменны, или постоянны.

К XVIII веку уже большинство биологов заинтересовалось идеей эволюции. В 1794 г. дед Чарлза Дарвина Эразм Дарвин опубликовал обширный трактат под названием «Храм Природы», в котором он заявил о своем убеждении в возможности существования эволюции. Но старший Дарвин не предложил какой-либо гипотезы, объясняющей, как происходит эволюция.

3—2. Теория эволюции по Ламарку. Наиболее важный вклад в исследование эволюции был сделан Ж. Ламарком, который был единственным биологом до Дарвина, предложившим стройную гипотезу для объяснения возможных путей развития растений и животных. Эти взгляды нашли отражение в его книге «Философия зоологии», опубликованной в 1809 г., в год рождения Чарлза Дарвина.

В основе гипотезы Ламарка лежало предположение о том, что значительные изменения в окружающей среде ведут к изменению видов животных. Ламарк считал, что такая необходимость в изменении, якобы порожденная усилиями их внутренних чувств, приводит к образованию новых свойств.

Эти мысли и наблюдения за явлениями природы привели Ламарка к двум основным предположениям. Свое первое предположение он назвал «Законом упражнения или неупражнения». Ламарк полагал, что по мере усиливающегося использования какой-нибудь части тела она развивается и увеличивается. Неиспользуемые части тела постепенно слабеют, уменьшаются и могут даже исчезнуть. Второе предположение Ламарк назвал «Законом наследования приобретенных признаков». Ламарк предполагал, что

любое животное могло передавать своим потомкам те признаки, которые благодаря упражнению закреплялись или при неиспользовании постепенно исчезали.

На основе этих предположений гипотеза Ламарка объясняла возможные пути эволюции. Ученый считал, что новый вид развивается в течение смены многих поколений как результат приобретения новых признаков или утраты старых.

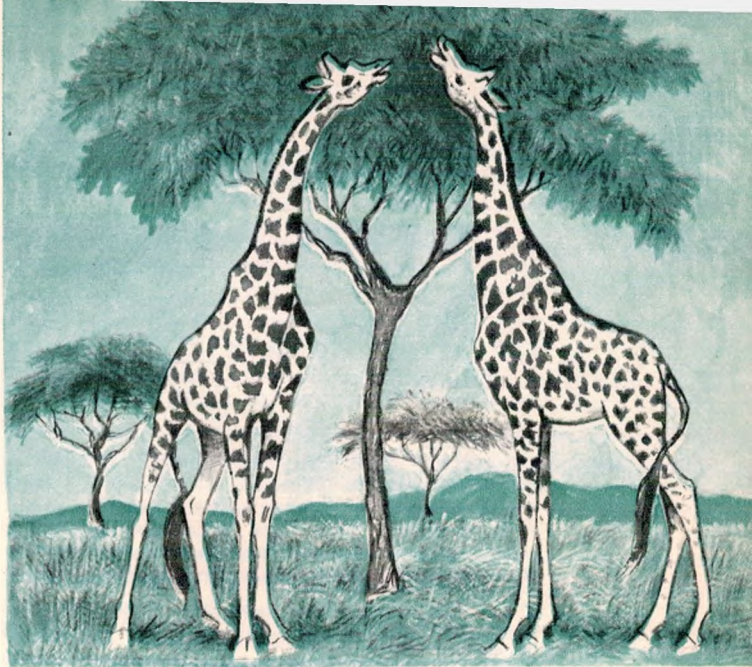
Для объяснения своей гипотезы Ламарк использовал множество примеров из природы. Он считал, что предки змей, возможно, имели конечности и короткое тело. Однако их конечности мало использовались и даже препятствовали ползанию. Спустя большой промежуток времени неиспользуемые конечности змей исчезли, а тела их стали длиннее.

По мнению Ламарка, перепончатые лапы уток и гусей появились в результате плавания. У цапли развились длинные конечности потому, что надо было держать свое тело над водой. Возникновение рогов у оленей Ламарк объяснял тем, что животные бодались во время борьбы.

Гипотеза Ламарка относится также к растениям. В районах с малым количеством осадков растениям необходимо сохранять воду. В течение многих лет, по мере превращения местности в пустыню, растения передавали семенами приобретенную способность к сохранению воды. В конечном итоге появились такие растения, как цилиндрический кактус цереус, способные сохранять большое количество воды.

Ламарк пытался объяснить наличие у жирафа длинной шеи так: жираф почти всегда живет в засушливых, лишенных травы районах. Он питается молодыми побегами деревьев и постоянно вытягивает шею для того, чтобы достать их (рис. 3—1). Эта привычка, сохранявшаяся в течение долгого периода времени всеми индивидуумами расы, привела к удлинению передних конечностей, а также шеи. Шея стала настолько длинной, что жираф может, не отрывая ног от земли, достать пищу на высоте 6 м.

Таким образом, согласно гипотезе Ламарка, приобретенные признаки могли наследоваться новыми поколениями. Однако многочисленные исследования за последние 100 лет не подтвердили и этого. Один исследователь проверил предполо-



3—1. Ламарк и Дарвин предложили различные объяснения длинной шеи жирафа.

жение Ламарка, скрещивая мышей, у которых были отрезаны хвосты. Потомство от этих мышей рождалось с хвостами. 25 Затем у нового поколения вновь отрезали хвосты. Эта процедура повторялась в течение 20 поколений. Даже мыши 21-го поколения имели хвосты такой же длины, как и у первого поколения.

Однако объяснение эволюции, предложенное Ламарком и основанное на том, что приобретенные признаки наследуются, может показаться приемлемым. Некоторые примеры Ламарка вполне убедительны, так как первое из двух главных предположений Ламарка вполне обоснованно: части тела животных изменяются в результате упражнения или неупражнения. Вы знаете много примеров изменений у особей, вызванных привычками; например, у атлетов благодаря постоянному упражнению развиваются сильные мускулы. Второе же из двух предположений Ламарка бездоказательно и не поддается проверке¹.

¹ Спор о наследовании и ненаследовании «приобретенных» признаков в настоящее время является схоластическим. Доказано, что способны передаваться последующим поколениям только такие признаки, которые вызваны изменением в генотипе, прежде всего в структуре ДНК. Многие из таких изменений получены экспериментально с помощью так называемых мутагенных факторов.

Несмотря на то что гипотеза Ламарка о возможных путях эволюции была неверной, сам Ламарк считается одним из выдающихся биологов в истории. Его тщательные наблюдения над природой увековечены во многих написанных им книгах. Идеи Ламарка об эволюции оказались не в состоянии возбудить интерес у его современников. И только спустя 50 лет Чарлзу Дарвину удалось привлечь внимание ученых к теории эволюции.

Проверьте себя

1. Чего не доставало в книге Эразма Дарвина «Храм Природы» с точки зрения теории эволюции? 2. Какую роль для развития организма играет окружающая его среда по гипотезе Ламарка? 3. Как, по Ламарку, создаются новые признаки?

Теория Дарвина о возможных путях эволюции

28 3—3. Путешествие на «Бигле». В 1831 г., когда Дарвину было 22 года, он ушел в плавание в качестве натуралиста на корабле «Бигль». Целью путешествия было составление карты отдаленных берегов Южной Америки и островов Тихого океана. В обязанности Дарвина, как натуралиста, входило коллекционирование животных и растений, которые встречались во время путешествия, а также ведение дневника наблюдений. Он проводил долгие часы на берегу южноамериканского побережья, собирая материалы и наблюдая природу.

Во время путешествия вдоль берегов Южной Америки Дарвин находился под впечатлением книги «Принципы геологии», написанной его близким другом Чарлзом Лайелем. Один из его учителей дал ему эту книгу перед отправлением в путешествие. Он просил прочитать ее, но ни в коем случае не принимать на веру взгляды, отстаиваемые в ней.

В этой книге излагалась гипотеза о том, что в прошлом на Земле действовали те же силы природы, что и теперь. Лайель утверждал, что эти силы, возможно, и вызывали изменения на Земле в течение столетий.

Эта книга воодушевила Дарвина, так как во время своего путешествия вдоль берегов Южной Америки он смог убедиться воочию в изменениях, происходящих в земной коре. У молодого натуралиста возникли следующие вопросы: если

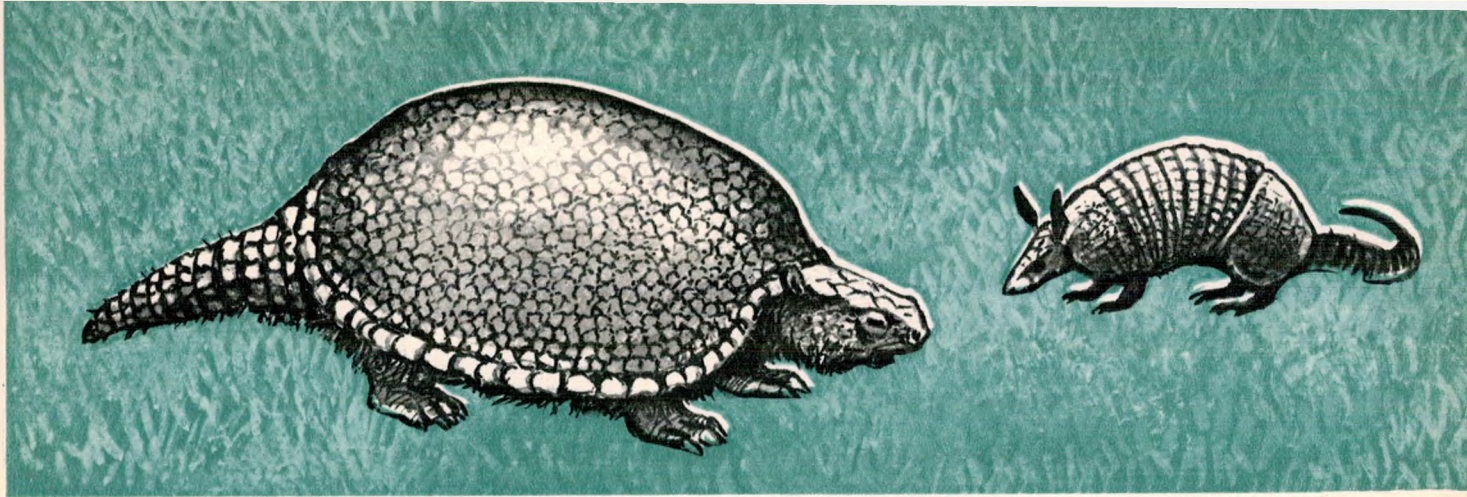
Земля имела длительную предысторию изменений, то как она выглядела тысячи лет назад? Могла ли она обеспечить существование различных форм жизни, которые существуют сейчас? Какие формы могли существовать в те времена?

Когда Дарвин встретил странные растения и неизвестных животных Южной Америки, он увидел многие результаты изменений. Он заметил, что нанду — большие страусоподобные птицы, живущие в прериях Аргентины вблизи Буэнос-Айреса, сильно отличаются от тех птиц, которые обитают в южных частях континента. Коллекцию живых видов Дарвин пополнил найденными остатками ископаемых огромных млекопитающих. Древние животные не походили ни на один из современных видов. Среди ископаемых, обнаруженных Дарвином в Аргентине, были огромные уже вымершие млекопитающие, близкие к живущим сейчас броненосцам (рис. 3—2).

В 600 милях от западного берега Южной Америки «Бигль» посетил Галапагосский архипелаг (цветн. табл. 14). Здесь Дарвин неожиданно обнаружил живую «лабораторию», данные которой в конечном счете привели его к теории эволюции. На всех островах он встречал маленьких птичек вьюрков и гигантских черепах, отличающихся от вьюрков и черепах, обитающих на других островах. Почему?

Проблема, волновавшая Дарвина, со временем была сформулирована им в виде теории, которая давала ответ на этот вопрос. В то же время он продолжал наблюдать и собирать данные, служившие доказательством теории эволюции. Наиболее значительной частью работы Дарвина является та, в которой он собрал огромное количество убедительных доказательств в пользу теории эволюции.

3—4. Исследования Мальтуса. В 1838 г., через год после возвращения Дарвина в Англию, еще один факт привел его в замешательство. Дарвин познакомился с очерком Мальтуса по вопросу о народонаселении. В этой работе Мальтус выдвинул гипотезу о том, что человечество размножается во много раз быстрее по сравнению с увеличением запасов пищи. В то время как человеческая популяция увеличивается геометрически, пищевые запасы, по мнению Мальтуса, могут увеличиваться только арифметически.



3—2. Вымерший глиптодон, вероятно, родствен современному броненосцу.

Работа Мальтуса натолкнула Дарвина на раздумье о возможных путях эволюции¹.

3—5. Ключ к разгадке в наблюдении и опыте. Спустя несколько лет Дарвин собрал огромный материал, показывающий, что в пределах вида большое значение имеет изменчивость. Он заметил, что небольшие различия могут появиться в потомстве одних и тех же родителей. В результате изучения усоногих раков Дарвин собрал большой материал, который опубликовал в нескольких томах. Его собственные наблюдения вместе с обобщением исследований других натуралистов в этой области привели в итоге к заключению о том, что вид действительно изменяется. Гипотеза Дарвина была такова: вид (вопреки общепринятому тогда мнению) не является статичным и неизменным, а изменяется в течение длительного периода времени.

Теория изменчивости организмов определенного вида является основой учения Дарвина. В поисках доказательств в пользу этой точки зрения он обратился к работам селекционеров, растениеводов и животноводов.

Дарвин установил, что у одомашненных растений или животных имеется гораздо больше индивидуальных вариаций, чем у диких видов.

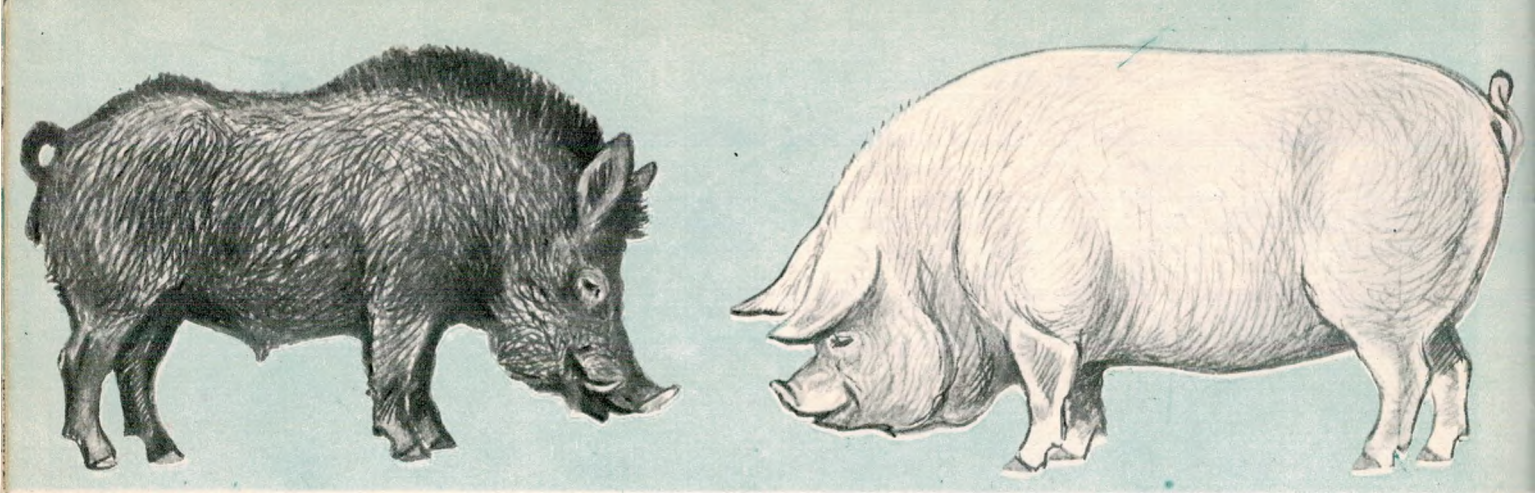
Благодаря исследованиям культурных растений и домашних животных Дарвину удалось достигнуть ясного понимания

этого вопроса. К этим наблюдениям прибавились исследования по выращиванию и разведению пород домашних голубей. Он обнаружил, что при спаривании голубей, имеющих тот или иной признак, могут образовываться новые породы голубей, которые напоминали дикого голубя, хотя во многом и отличались от последнего (цветн. табл. 14).

Дарвин спрашивал себя: каким образом селекционерам удается получить такие необычные породы животных и сорта растений? Он обнаружил, что они используют метод, который называется **отбором**. Человек отбирает для спаривания тех животных или растений, которые обладают определенными, нужными признаками (рис. 3—3). Дарвин отмечал, что, сравнивая ломовую и скаковую лошадь, одногорбого и двугорбого верблюда, различные породы свиней, овец и собак, каждую из которых человек использует в разных целях, либо сравнивая между собой сельскохозяйственные продукты, фрукты и цветы, следует видеть в этом больше, чем простое многообразие. Видимо, в результате деятельности человека природа дает многочисленные вариации; человек суммирует их в определенных направлениях, полезных для него.

Если человек, ведущий отбор, создает разные домашние породы, то происходит ли что-либо подобное в природе? Дарвин знал, что моряки могли различать черепаха с разных островов Галапагоса по малозначащим, но отчетливо выраженным признакам. Было ли это также доказательством процесса отбора? Если это так, думал Дарвин, то отбор производится не человеком, а самой природой. Он пони-

¹ Критика идей Мальтуса и некритического отношения к ним Дарвина содержится в трудах К. Маркса и Ф. Энгельса, особенно в «Диалектике природы» и «Анти-Дюринге». (П р и м. р е д.)



3—3. Домашняя свинья развилась за длительный период времени, в течение которого человек отбирал и разводил особи дикого кабана с полезными отклонениями.

мал, что путем постоянного отбора человек может создать новые разновидности в более короткий срок, чем в естественных условиях, где отбор идет медленнее. В пользу теории эволюции организмов говорит огромное количество фактов. Но Дарвин понимал, что недостаточно только показать существование эволюции. Собирая доказательства, он работал преимущественно эмпирически. Дарвин пошел дальше, развил гипотезу, раскрывающую механизм процесса эволюции. В самой формулировке гипотезы Дарвин как ученый проявил подлинно творческую деятельность.

3—6. Дарвиновская теория эволюции посредством естественного отбора. Гипотеза Дарвина заключалась в том, что новые виды возникают благодаря **естественному отбору**. Что понимается под естественным отбором? В чем заключается гипотеза Дарвина? Вы сможете наглядно проследить за ходом мысли Дарвина, так как все доказательства подтверждают его гипотезу.

Первое предположение Дарвина заключалось в том, что количество животных каждого вида имеет тенденцию увеличиваться от поколения к поколению в геометрической прогрессии. Дарвин предполагал, что для всех организмов количество особей в каждом последующем поколении больше, чем в предыдущем, потому что в каждом поколении больше потомства, чем родителей. Геометрическую прогрессию можно проиллюстрировать на примере амёбы: если амёба делится на 2 особи, то следующее поколение будет насчитывать 4, следующие поколения — 8, 16, 32 и т. д. Геометриче-

ская прогрессия получается умножением на постоянный коэффициент, а не прибавлением числа.

Затем Дарвин предположил, что хотя количество организмов имеет тенденцию к увеличению, число особей определенного вида в действительности остается то же (рис. 3—4).

Эти два предположения привели Дарвина к выводу о том, что должна происходить борьба за существование среди всех видов живых существ. Почему? Если каждое следующее поколение производит больше потомков, чем предыдущее, и если по количеству особей вид остается неизменным, то, по-видимому, в природе идет борьба за пищу, воду, свет и другие факторы окружающей среды. Одни организмы выживают в этой борьбе, а другие гибнут.

Следующее предположение Дарвина заключалось в том, что каждому виду свойственна изменчивость. Другими словами, особи одного и того же вида отличаются друг от друга. Это и есть **изменчивость**.

На основе этих предположений Дарвин сделал вывод о том, что некоторые вариации помогают особям выжить в определенных условиях окружающей среды, в то время как другие не помогают. Поэтому Дарвин считал, что организмы с благоприятными вариациями способны выжить и дать потомство, большая же часть организмов с неблагоприятными вариациями должна погибнуть. Так как вариации, по мнению Дарвина, могут наследоваться, то благоприятные вариации накапливаются в течение определенного периода времени. А это приводит к тому,

что организмы становятся настолько непохожими на особи первоначального вида, что появляется новый вид.

Эти предположения и заключения и составляли гипотезу Дарвина о естественном отборе. Сейчас мы называем ее **теорией естественного отбора**. Эта теория выдержала многочисленные испытания; она объясняет пути и механизм эволюции. Она также объясняет, как новые виды могли произойти из существовавших ранее и почему на Земле имеется такое многообразие форм жизни.

Суммируя все сказанное, объяснение Дарвином естественного отбора сводится к следующему:

1. Количество организмов увеличивается в геометрической прогрессии.

2. В каждом поколении, однако, число особей определенного вида остается постоянным.

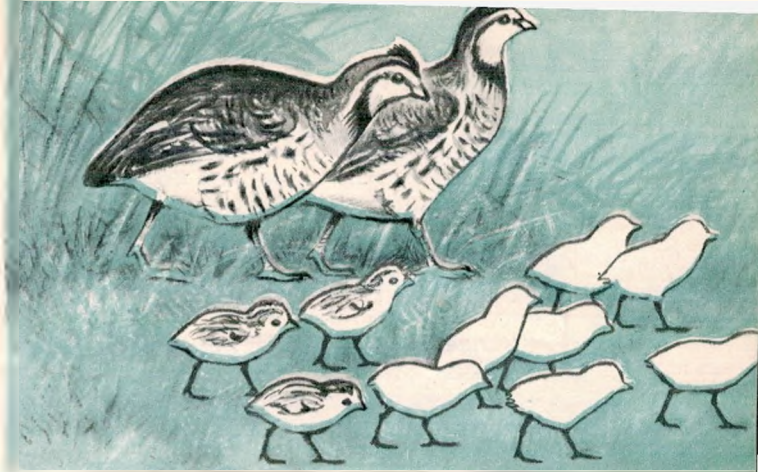
3. Поэтому идет борьба за существование.

4. Изменения, которые могут передаваться по наследству, обнаруживаются среди индивидуумов каждого вида.

5. Некоторые изменения благоприятны для организма в определенных условиях окружающей среды и помогают этому организму выжить и произвести потомство. Благоприятные изменения передаются от поколения к поколению, так что со временем появляются большие различия. В конечном счете новые виды возникают из существующих.

3—7. Дарвин выдвигает гипотезу. Дарвин не хотел публиковать свою гипотезу без тщательного подбора доказательств. Он работал медленно и осторожно. В 1842 г. он написал для себя очерк о гипотезе на **35 страницах**. Спустя два года очерк увеличился до **230 страниц**, став монографией. В течение следующих 15 лет Дарвин продолжал собирать факты, подтверждающие его идеи, пытаясь написать действительно убедительную работу.

В 1848 г. Дарвин получил письмо от известного натуралиста Альфреда Расселла Уоллеса, который жил в то время на Малайском архипелаге. Уоллес вложил в письмо очерк и просил Дарвина прочитать его. В этом очерке Дарвин нашел ясно очерченную и почти в его собственных терминах описанную гипотезу естественного отбора. Дарвин хотел уступить Уоллесу честь быть первым в выдвижении гипотезы. Однако друг Дарвина под-



3—4. Только небольшая часть перепелов выживает в борьбе за существование.

готовил обе статьи за подписью двух авторов, используя общий заголовок «О стремлении вида образовывать разновидности и о постоянстве разновидностей и видов в естественных условиях отбора».

Вслед за опубликованием этой гипотезы Дарвин вернулся к завершению своей книги «Происхождение видов». Она появилась в ноябре 1859 г. В книге было приведено большое количество убедительных доказательств того, что животные и растения подвергаются длительному процессу эволюции. Идеи Дарвина были хорошо приняты многими учеными и прогрессивной общественностью, но буквально шокировали других — значительную часть общества. Сам Дарвин никогда не принимал участия в публичных дискуссиях, где обсуждалась его гипотеза.

Прямого указания на место человека в эволюции в книге «Происхождение видов» нет. Спустя 12 лет Дарвин опубликовал книгу «Происхождение человека». Это было исследование об эволюции человека.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что не Дарвин первым высказал идеи эволюции и представления о том, что существующие в настоящее время живые существа являются изменившимися потомками своих предков. Эти идеи выдвигались многими учеными еще до Дарвина. Однако Дарвин сумел подкрепить эту идею огромным количеством доказательств. И, что наиболее важно, он объяснил механизм процесса эволюции, создал теорию естественного отбора.

Во времена Дарвина многие области биологической науки не были достаточно

хорошо развиты и мало что могли дать ему при разработке гипотезы. Основные открытия Грегора Менделя в учении о наследственности (в генетике) не были известны ни Дарвину, ни большинству ученых его времени. Цитология, изучающая клетки, еще не знала, каким образом делятся клетки. Палеонтология, изучающая ископаемых, была молодой наукой, и еще не были открыты прекрасные образцы ископаемых, которые сейчас имеются в распоряжении ученых. То же самое касается математики, которая в настоящее время является необходимым инструментом в науке, а в те времена совсем не использовалась для анализа проблем эволюции. Из-за отсутствия этих знаний развитие теории эволюции с помощью естественного отбора в XIX веке было даже более замечательным достижением, чем если бы это было в наши дни.

3—8. Сравнение гипотез Ламарка и Дарвина. Давайте сравним точки зрения Ламарка и Дарвина на конкретном примере. Ниже приводятся факты, действительно имевшие место.

30

Вообразите, что вы смотрите пьесу. Время действия — 1850 год. Место — окрестности Манчестера, ныне индустриального города Англии. Тогда он еще не был большим индустриальным городом. В ту пору город окружала чистая сельская местность.

Занавес поднимается. На сцене — лес. Яркое свежее утро. Биолог собирает бабочек, отдыхающих на освещенной солнцем коре деревьев. Бабочки этого вида (*Biston betularia*) летают по ночам, а в дневные часы они обычно отдыхают на стволах деревьев.

Возвратившись в свою лабораторию, биолог изучает свою коллекцию бабочек, отыскивая сходства и различия между ними. Хотя все бабочки относятся к одному и тому же виду, биолог замечает много индивидуальных различий. Например, одни бабочки имеют более короткие усики. Несколько бабочек отличаются от остальных длиной ног. Большинство бабочек имеют светлую окраску, но встречаются и темные формы.

Второе действие. Прошло около ста лет. То же место вблизи Манчестера, то же время дня, та же прекрасная погода, но в воздухе чувствуется присутствие пыли и копоти. Окружающие деревья стали темнее, чем были раньше, потому что

их кора и листья покрыты слоем копоти. За прошедшие годы заводы и фабрики Манчестера выбросили немало дыма и копоти, которые покрыли прилегающую к городу сельскую местность.

И снова мы видим биолога, собирающего образцы тех же ночных бабочек. Затем ученый исследует сходство и различия между бабочками и сравнивает свои записи со сделанными первым биологом. Он замечает те же различия среди бабочек, которые были описаны сто лет назад. Однако обнаруживает одно очень заметное изменение. В то время как раньше большинство бабочек имело светлую окраску, сейчас, наоборот, они стали темными. Налицо произошедшее изменение в местной популяции ночных бабочек (цветн. табл. 15).

Третье действие происходит в том же лесу, несколько лет спустя. Теперь мы видим биолога, собирающего равное количество светлых и темных бабочек. Он с большой осторожностью помещает этих живых бабочек на покрытый копотью ствол дерева. Затем, укрывшись, он наводит объектив телефотоаппарата на дерево. Появляются птицы, которые питаются этими бабочками.

Потом мы просматриваем записи биолога, который проделал этот эксперимент. Из них мы узнаем, что птицы поедают гораздо больше светлых, чем темных, бабочек, отдыхающих на стволах закопченных деревьев. Мы узнаем также, что раньше он проводил аналогичные опыты и в незагрязненной роще. Там он обнаружил противоположную картину: было съедено гораздо больше темных бабочек.

Каким бы образом гипотеза Ламарка объяснила такое изменение в популяции бабочек? Объяснение Ламарка свелось бы к тому, что, так как окружающая среда изменилась и кора деревьев стала темнее, бабочки для защиты от птиц нуждались в более темной окраске. Конечно, птицы могли находить и поедать светлоокрашенных бабочек, которые выделялись на покрытом копотью стволе. Исходя из их «внутренней потребности» — маскироваться под темный цвет окружающей среды, бабочки постепенно приобрели темный цвет. Затем этот признак (темный цвет) передался потомству. В конечном итоге большинство бабочек стало темного цвета.



3—5. Окраска меха американских хомячков должна хорошо сочетаться с фоном, чтобы они могли выжить.

В противоположность этой идее теория естественного отбора Дарвина объяснила бы то же явление по-другому. Это объяснение заключалось бы в том, что, по мере того как окружающая среда менялась и стволы деревьев становились темнее, бабочки с темной окраской, которые жили в то время, имели больше шансов по сравнению со светлоокрашенными бабочками. Птицы не могли обнаружить и съесть их так же просто, как бабочек, имевших светлую окраску. Таким образом, могли выжить и размножиться бабочки с темной окраской, которые приспособились к новым условиям в связи с изменившимися условиями окружающей среды. У темных бабочек не все потомство имело темную окраску. И вновь птицы могли легко обнаружить и съесть бабочек со светлой окраской. В конце концов темные бабочки стали преобладающей частью популяции, а бабочки со светлой окраской стали редкостью. Вид изменился благодаря естественному отбору.

Какое из этих двух объяснений путей эволюции кажется вам приемлемым — по Ламарку или по Дарвину? Для большинства биологов изменение в популяциях ночных бабочек в индустриальной местности служит подтверждением в пользу теории эволюции по Дарвину.

■ Спустя приблизительно 50 лет после опубликования гипотезы Ламарка Дарвин выдвинул свою гипотезу об эволюции путем естественного отбора. Его теория явилась результатом сбора доказательств в течение многих лет,

а также исключительной теоретической интуиции. Его предположения заключались в том, что живым существам присуща тенденция увеличиваться количественно в геометрической прогрессии, что количество индивидуумов в каждом виде является постоянным и что индивидуумам одного вида свойственна изменчивость. Дарвин сделал вывод о наличии борьбы за существование и выживании индивидуумов с благоприятными признаками. Биологи считают, что представленные Дарвином доказательства в пользу эволюции и теории естественного отбора характеризуют его как одного из величайших ученых всех времен.

31

Проверьте себя

1. В чем заключалась гипотеза Чарлза Лайеля? Какое значение она имела для Дарвина?
2. Почему броненосцы заинтересовали Чарлза Дарвина?
3. Чем отличается геометрическая прогрессия от арифметической?
4. По каким основным пунктам предположения Дарвина отличаются от предположений Ламарка?

Адаптация и отбор

3—9. Как адаптация связана с естественным отбором. В современной биологии термин **адаптация** используется в определенном смысле. Адаптация является наследуемым признаком или комбинацией наследуемых признаков, которые увеличивают шансы организма выжить и размножиться в определенных условиях окружающей среды.

Когда Дарвин изучал птиц небольшого размера из отряда воробьиных на Галапагосских островах, его удивил тот факт, что, хотя все птицы похожи друг на друга, они заметно различались по форме и размерам клювов (цветн. табл. 16). Такая адаптация повышает способность вьюрков к выживанию и размножению в условиях внешней среды, характерных для Галапагосских островов. Вьюрки стали питаться той же пищей, которой обычно питаются птицы других видов (например, славки и дятлы). На этих островах не было славков или дятлов, которые могли бы конкурировать с вьюрками за эту пищу. Такого же рода адаптацию в определенных условиях окружающей среды можно наблюдать у большей части организмов.

Следует уяснить себе, что Дарвин считал такие приспособления результатом естественного отбора. Когда он говорил, что организм приспосабливается к определенным условиям окружающей среды, он имел в виду, что предшественник этого растения или животного имел какие-то благоприятные изменения, которые позволили ему выжить, дать потомство и передать эти изменения своему потомству.

Другими словами, организм приспосабливался к окружающей среде благодаря естественному отбору.

3—10. Эксперименты, подтверждающие естественный отбор. Биологи, изучающие эволюцию, пытались воспроизвести в лабораторных условиях некоторые специфические условия природы для того, чтобы углубить наши знания о природе естественного отбора. Примером могут служить опыты над американскими хомячками («оленьими мышами»). У американского хомячка две разновидности — тускло-желтые и серые животные (рис. 3—5). В тщательно контролируемых условиях лаборатории Мичиганского университета проводили наблюдения за тем, как сова сипуха охотилась за этими зверьками. «Джунгли» из переплетенных палочек давали хомячкам возможность укрыться. В комнате было почти темно, и сова не могла ясно видеть свою жертву. Пол покрывали светлой почвой, близкой к тускло-желтому цвету хомячков, или темной почвой, сходной с окраской серых.

Каждый день в вольер, где жила сова, на 15 минут выпускали четырех хомячков того или иного цвета. В зависимости от

цвета используемой земли одна партия выделялась на этом фоне, другая, наоборот, была мало заметной. В 44 случаях на каждом типе почвы сипуха вылавливала контрастирующих с фоном зверьков в два раза больше, чем не выделяющихся (107: 65).

Аналогичные этим опыты показали, какие вариации имеют преимущество, а какие — нет. Такие опыты помогают понять, как осуществляется отбор в природе.

Наверное, вы уже слышали о том, что некоторые бактерии «выработали стойкость» по отношению к пенициллину. Это звучит по Ламарку. Обсуждение эксперимента с бактериями *Staphylococcus aureus* поможет вам решить вопрос, действительно ли этот процесс соответствует гипотезе Ламарка.

Если в чашку, содержащую 100 миллионов бактериальных клеток, добавить относительно малую дозу пенициллина, то выживет менее 10 бактерий. Потомство этих клеток выживает и успешно размножается при этой слабой дозе, но если дозу пенициллина в их культуре удвоить, почти все клетки погибнут. Однако несколько выживших клеток опять способны размножаться даже в этих условиях, а если затем их обрабатывать еще большей дозой пенициллина, они выживают. Этот процесс был повторен 5 раз. Наконец была получена линия бактерий, которая могла выдержать концентрацию пенициллина в 2500 раз больше той, при которой погибало большинство клеток первичной культуры.

Следует напомнить, что эти бактерии не выработали стойкости к пенициллину по отдельности. Напротив, все они были потомством тех немногих бактерий, которые передали по наследству благоприятное изменение.

3—11. Современные примеры естественного отбора. За последние годы накопилось много примеров естественного отбора организмов в результате применения инсектицидов и лекарств. Когда впервые использовали инсектицид ДДТ против мух, он был очень эффективным. Спустя несколько лет мухи «выработали стойкость» к ДДТ. Как объяснить эту стойкость? В течение первого года ДДТ использовали в каком-либо определенном населенном пункте. Почти все мухи при этом дохли. Однако небольшая часть мух все же выживала при действии ДДТ.

Поскольку такие мухи могли размножаться, их становилось больше, чем мух менее устойчивого типа в этом районе. Таким образом, в следующем году этот инсектицид становился менее эффективным. В конце концов, где бы ДДТ ни использовали в течение многих лет, выживали только устойчивые к ДДТ мухи. ДДТ изменяет условия среды и приводит к естественному отбору благоприятных для выживания организма особенностей, но сам по себе не вырабатывает устойчивость у мух.

Тут эволюционный процесс разворачивается в короткий период времени. Немногочисленные вначале мухи, которые обладали большей устойчивостью к яду, стали почти единственным типом в популяции домашних мух в обрабатываемых ДДТ районах.

Можно утверждать, что отбор дает направление эволюционному процессу. Естественный отбор обуславливает адаптацию организмов к окружающей среде. Эволюцию можно представить себе как серию отдельных адаптаций, из которых одни появлялись, а другие исчезали у данного вида в течение длительного времени. Приобретение или потеря отдельных наследуемых изменений не приводит немедленно к образованию новых видов. Прежде чем группу организмов признают новым видом, обычно происходит ряд определенных изменений. Отдельные члены группы в ходе изменений могут стать настолько отличными от других особей этого вида, что не смогут спариваться с ними и давать плодовитое потомство. Именно тогда совокупность таких особей следует рассматривать как новый вид. Со временем ряд новых видов может появиться от общих предков и стать настолько отличным от прочих видов, что его выделяют и классифицируют как новый род. В конечном итоге, роды становятся все более и более различными. Видимо, таким путем развивалась большая часть сильно различающихся групп (семейств, отрядов, классов).

Так, среди многих видов рептилий в очень далекие времена могли быть особи, немногим отличавшиеся от остальных. Некоторые из них имели еще неразвитые перья, а другие, кроме чешуй, подобие волос. Поначалу различия были невелики, но со временем появились более крупные

изменения, и такие животные в результате отбора получали все большие преимущества, все сильнее отличаясь друг от друга. В течение миллионов лет их потомки стали настолько непохожими на исходных рептилий, что сегодня мы классифицируем оперенных животных как класс птиц, а покрытых волосами — как класс млекопитающих.

● Приведенные примеры показывают, что адаптация — результат естественного отбора. Это не индивидуальное приспособление к определенным условиям окружающей среды. Адаптация — определенное качество, унаследованное индивидуумом. Оно передано ему предками и в свою очередь передается потомкам. В меняющихся условиях среды некоторые признаки окажутся выгодными. Они позволяют организмам выжить и произвести больше потомства, чем тем, у которых эти признаки отсутствуют.

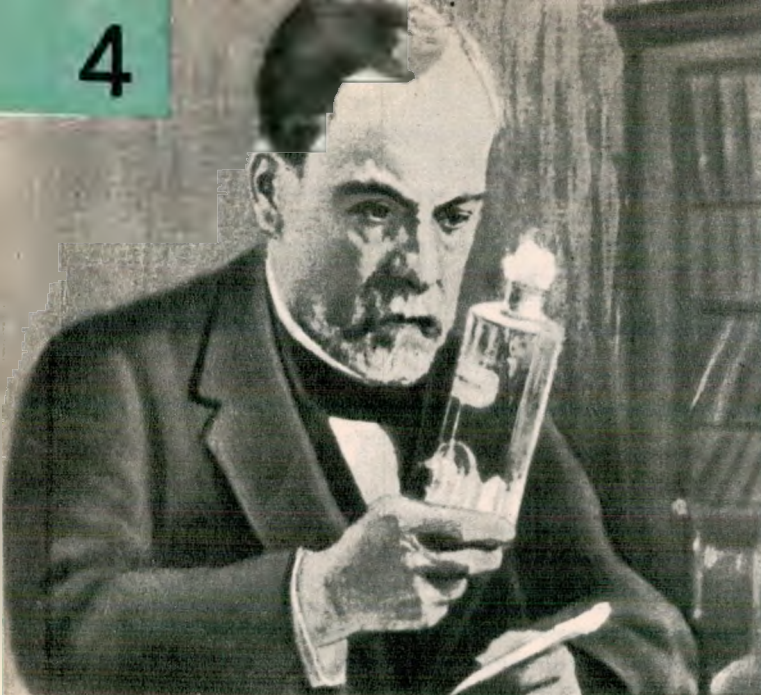
◆ Проверьте себя

1. Что такое адаптация? 2. Почему биологи объясняют адаптацию, исходя из теории Дарвина, а не Ламарка? 3. Какое можно дать определение эволюции, исходя из понятия об адаптации?

33

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Из всех теорий, с которыми мы знакомимся при изучении биологии, теория эволюции занимает особое место. Она включает основные объединяющие принципы биологии. Эта теория представляет собой столь важную часть фундамента биологии, что вряд ли можно будет понять биологию без нее. Ламарк выдвинул гипотезу относительно механизма эволюции. Он предположил, что характерные признаки меняются в результате упражнения или неупражнения, а приобретенные признаки наследуются. Благодаря исследованиям, проведенным Чарлзом Дарвином, гипотеза об эволюции стала теорией. Дарвин доказал, что эволюция осуществляется путем естественного отбора. Через всю эту книгу проходит красной нитью идея, что теория эволюции, действующей силой которой является естественный отбор, служит фундаментом современной биологии.



Проведенные Пастером блестящие исследования открыли пути для новых идей возникновения живых существ.

34



Происхождение живых существ

Когда Дарвин выдвинул гипотезу о происхождении видов путем естественного отбора, он поднял серию вопросов. Обратимся к одному из них. Если современные животные или растения произошли в результате развития целого ряда многочисленных предков, — как и в какой форме начиналась жизнь?

Вопрос о происхождении жизни интересовал человека в течение столетий. Предлагалось много ответов. Религия различных народов мира предлагала различные объяснения относительно происхождения живых существ. Ученые выдвигали различные гипотезы, чтобы ответить на этот вопрос. Изучение некоторых из этих гипотез и того, каким образом их проверяли и оценивали, позволяет во многом понять природу науки.

Самозарождение

4—1. Аристотель выдвигает гипотезу о происхождении жизни. Свыше 2000 лет назад Аристотель много размышлял над проблемой происхождения жизни. Он верил, что жизнь могла зародиться самопроизвольно из неживых веществ. Подумаем, что означает в этом контексте слово **самопроизвольно**.

Самовозгорание, как вы, наверное, знаете, означает внезапное появление огня в горючем материале даже в отсутствие очевидного агента, такого, как, например, спички. Идея самовоспламенения включает понимание того, что сам материал может вызвать свое воспламенение. Аналогично идея самозарождения жизни имеет в виду, что неживое вещество может стать живым. Даже сегодня некоторые люди верят в то, что маленькие личинки мух, выползающие из мусора, самопроизвольно возникли в нем.

Гипотеза Аристотеля о самозарождении предполагала, что внутри каких-то кусочков веществ существовало что-то вроде оплодотворенного яйца, так называемое активное начало. Это активное начало могло при подходящих условиях произвести живое существо из этого вещества. Это активное начало рассматривалось не как вещество, а как способность к чему-то. В современном понимании термин «энергия» является аналогичным понятием, так как энергия — не вещество и не само действие (работа), а именно способность к действию.

Представление Аристотеля об активном начале объясняло, почему оплодотворенное яйцо (зародыш) развивается во взрослый организм. Активное начало направляет и организует последовательность действий, которые приводят к появлению живого существа. Аристотель каждому такому яйцу приписывал различное организующее начало. Он говорил, что организующее начало яйца курицы заставило развиваться его теми же путями, которые привели к появлению цыпленка. Икринка рыбы тоже имела организующее начало, которое привело к появлению рыбы, и т. д. Аристотель полагал, что и среди растений дело происходит таким же образом: некоторые развиваются из семени, другие самозарождаются из гниющей земли или из определенных частей растений.

4—2. Теория самозарождения становится общепринятой. В самозарождение верили в течение многих лет после Аристотеля.

В начале XIII века люди охотно верили в то, что гуси произошли от определенных пород пихтовых деревьев, которые соприкасались с водами океана. Вера в «гусиное дерево» существовала почти до XVII века (рис. 4—1). Путешественники с Востока говорили даже, что из плодов некоторых деревьев, имеющих форму дыни, появляются ягнята.

Известный врач XVI века Парацельс описал наблюдения о самозарождении мышей, лягушек, угрей и черепах из воды, воздуха, соломы, из гниющего дерева и других предметов. В XVII веке бельгийский врач Жан Батист ван Хельмонт, который впоследствии проделал замечательные опыты в области физиологии растений, описал «способ получения мышей» за 21 день из грязной рубашки, засыпанной зернами пшеницы. При этом предполагалось, что «активное начало» заложено в человеческом поте — почему и была необходима грязная рубашка (рис. 4—2).

Как оценить такие убеждения? Люди, которые верили и учили этим вещам, не были невежественными. Они были в числе лучших мыслителей того времени. Эти сведения приведены здесь не ради насмешки, а скорее для того, чтобы проиллюстрировать некоторые стороны приро-

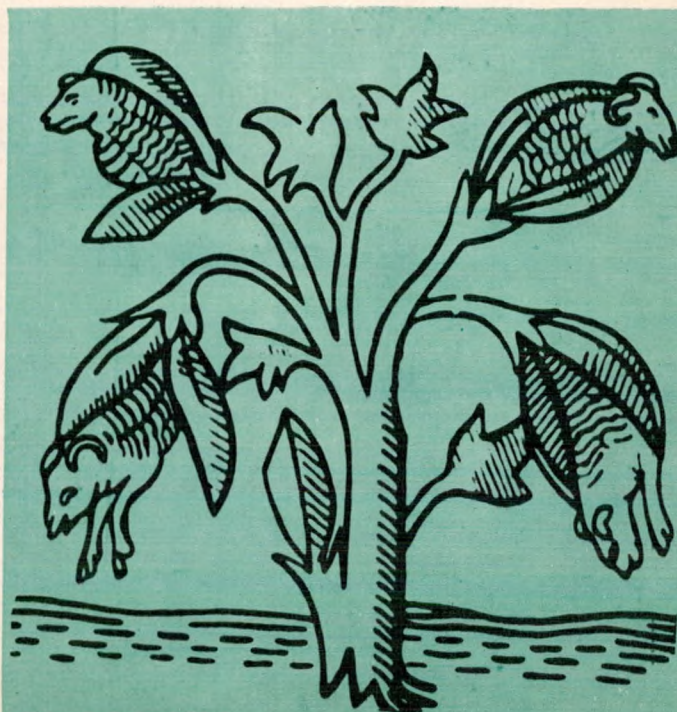
ды познания. Приведенные описания самозарождения являются не перечнем фактов, а заключениями, основанными на прямых наблюдениях, с предположением о том, что самозарождение возможно.

Возьмем, например, описание Ван Хельмонта. Факты таковы: наличие грязной рубашки, зерен пшеницы и появление мышей через 21 день. Основываясь на таких данных, Ван Хельмонт и делает вывод, что самозарождение может иметь место. Если бы Ван Хельмонт захотел проверить свои выводы научно, ему следовало бы поставить контрольные эксперименты. Грязную рубашку и пшеничные зерна следовало бы поместить в закрывающуюся коробку и оставить на 21 день. Тогда его результаты были бы иными. Идея контрольного опыта основывалась бы на допущении, что мышь могла попасть туда извне и ее появление не было результатом самозарождения. Эта возможность, по-видимому, просто не приходила в голову Ван Хельмонта. В действительности он был очень удивлен, узнав о том, что мышь, которая, по его предположению, появляется путем самозарождения, ничем не отличается от мыши, которая появляется в выводке при естественном рождении.

Работа Ван Хельмонта преподает ученым сегодняшнего дня два урока. Во-первых, ученый должен стараться выявлять и контролировать все переменные

35

4—1. Легенды, обосновывающие самопроизвольное зарождение: слева — гусей «порождают» некоторые деревья; справа — ягнята «возникли» из дынеобразных плодов.



величины, которые могут повлиять на результат опыта. Во-вторых, ученый всегда должен отдавать себе отчет в том, что его основные предположения влияют на способ получения фактов и их объяснение.

Современный ученый постоянно проверяет свои предположения с точки зрения их пригодности при систематизации фактов, затем он пересматривает предположения, если это нужно. Кроме того, он пытается развить новые предположения, которые позволят еще лучше систематизировать факты. Таким образом, он старается избежать ошибочных объяснений такого типа, которые предложил Ван Хельмонт.

- 36 ● Самозарождение было гипотезой, которая пыталась объяснить «внезапное» появление животных и растений, обычно из почвы. Аристотель предположил существование «активного начала», которое, будучи добавлено к веществу, могло привести к возникновению жизни. Почти до XVII века большинство людей считали, что самозарождение вполне объяснимо. Большинство ведущих биологов, подобно Ван Хельмонту, считали самозарождение настолько логичным, что они не считали необходимым проверить эту гипотезу. Напротив, они использовали это предположение при объяснении некоторых фактов. Однако в настоящее время ученые ставят экс-

перименты с адекватным контролем. Кроме того, они продолжают проверять свои основные предположения и перерабатывать их, если это необходимо.

♦ Проверьте себя

1. Какая современная концепция имеет сходство с «активным началом» Аристотеля? 2. Почему сравнивают самовоспламенение и самозарождение? 3. Каково назначение «активного начала», по мнению ученых прошлого? 4. В чем состоит научная ошибка опыта Ван Хельмонта? 5. Почему так важно установить тождество всех параметров в опыте? 6. Является ли позиция ученых наших дней более научной по сравнению с позицией ученых, живших пять-шесть веков назад? Приведите свои соображения.

Биогенез.

Вызов самозарождению

4—3. Знаменитый эксперимент Реди. Начало современного научного исследования проблемы происхождения жизни можно обнаружить в опытах Франческо Реди. Биолог и врач из Флоренции (Италия) Реди в середине XVII века сделал открытия, касающиеся самозарождения. Приблизительно в то же самое время Галилей изучал движение небесных тел и вел наблюдения за небом с помощью изготовленного им телескопа. В Америке появились первые колонии европейцев вдоль восточного побережья.

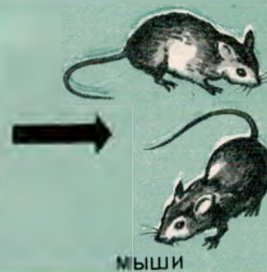
Реди был уверен, что на Земле, после того как появились первые растения и жи-

4—2. Эксперимент Ван Хельмонта с возникновением мышей путем самопроизвольного зарождения: вверху — опыт; внизу — опыт, который надо было бы провести для контроля.



В	П	В	С	Ч	П	С
					1	2
3	4	5	6	7	8	9
10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30

21 день



мышь



+

В	П	В	С	Ч	П	С
					1	2
3	4	5	6	7	8	9
10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30

→

?

вотные (по велению всевышнего и всемогущего создателя!), больше не появлялись новые виды растений или животных.

Реди высказывал свое предположение, что жизнь не возникает самопроизвольно. Он не установил факт, а провел ряд наблюдений, из которых следовала гипотеза.

Реди наблюдал появление каких-то червей в теле мертвых животных и растений и объяснял это тем, что все они появились в результате полового размножения и что у гниющего вещества, в котором они находятся, нет другой функции, кроме роли места, где животные откладывают свои яйца во время размножения, или места, в котором они, кроме того, находят пищу.

В своей работе «Эксперименты над зарождением насекомых» Реди впервые констатировал то, что он наблюдал: присутствие червей в гниющих организмах. (Сейчас мы знаем, что эти «черви» — личинки насекомых.) Реди приводил вслед за этим утверждением гипотезу, пытаясь объяснить происхождение «червей». Его гипотеза основывалась на предположении о том, что жизнь не может возникать самопроизвольно. Но и эта гипотеза требовала проверки.

Реди считал, что убеждение было бы бессмысленным без подтверждающего опыта, поэтому в середине июля он положил змею, рыбу, угрей из реки Арно и кусочек вымени телки в четыре боль-

шие широкие банки, хорошо закрыв и опечатав их. Затем наполнил точно так же еще четыре банки и оставил их совершенно открытыми.

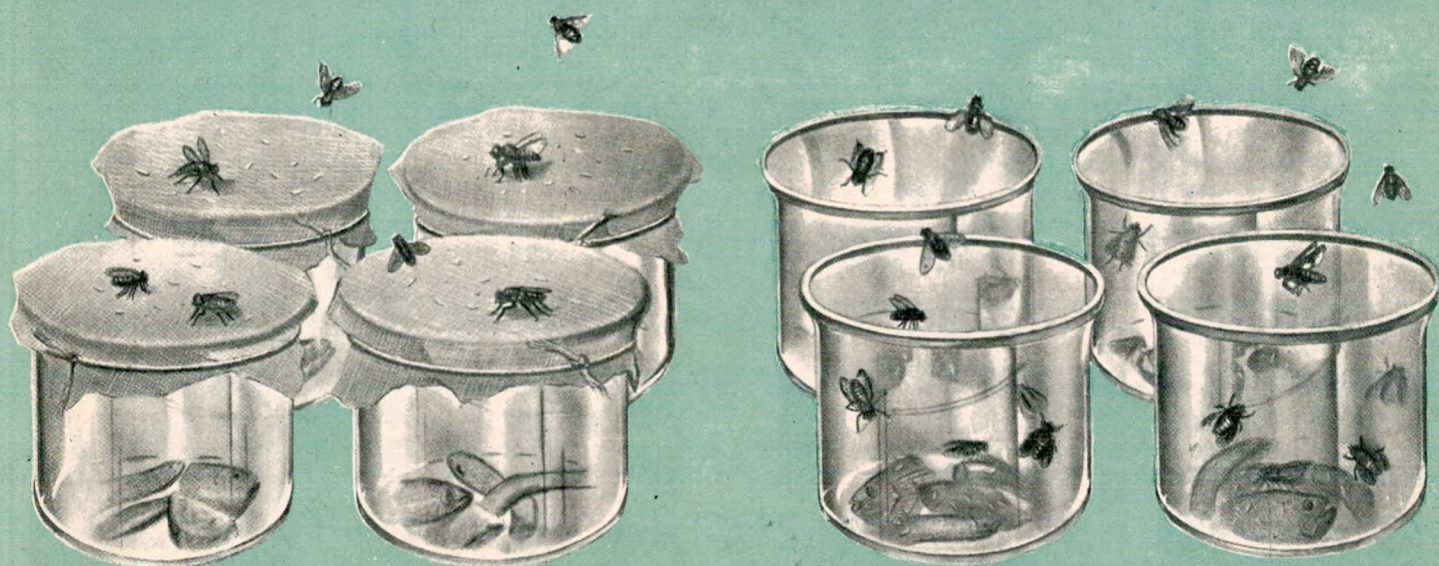
Мы видим, что Реди пытался ограничить свою экспериментальную систему так, чтобы мог меняться только один фактор: открыта или закрыта банка (рис. 4—3). Половину банок он оставил открытыми, а другую — закупоренными. Заметьте трудности, которые возникают при постановке контроля. В закупоренные банки мухи, естественно, не могли попасть, но это могло привести к тому, что и свежий воздух не поступал в сосуды. Если бы кто-либо заявил, что «для самозарождения необходим доступ свежего воздуха», то Реди пришлось бы поставить новые опыты, чтобы проверить это возражение.

Через некоторое время в мясе и рыбе, которые находились в открытых сосудах, появились черви (личинки) и было видно, что мухи прилетали и улетали, но в закрытых сосудах Реди не увидел червей даже спустя много дней после того, как туда были положены мясо и рыба.

По-видимому, опыты Реди подтверждали идею о том, что жизнь может возникнуть только из ранее существовавших форм жизни. Это идея биогенеза. Однако не следует надеяться на то, что одной серии опытов, как бы хорошо она ни была выполнена, будет достаточно, чтобы опровергнуть идею, в которую верил

37

4—3. Эксперимент Реди. Этот эксперимент подтвердил гипотезу, что мухи якобы «ответственны» за появление личинок в гниющем мясе.



весь мир в течение ряда столетий. Разногласия не утихали, несмотря на то что люди, которые верили в самозарождение, ретировались на время под натиском сильной аргументации. Сторонники идеи самозарождения бросались в бой с новой силой, как только им оказывали поддержку.

4—4. Микроскоп приносит новые доказательства. Через несколько лет после опытов Реди голландский натуралист Антон Левенгук изобрел микроскоп (рис. 4—4). Через линзы этого увеличивающего прибора он изучал различные вещества и нашел, что в них кишат крошечные организмы (бактерии), о существовании которых прежде никто и не подозревал.

Люди той эпохи не верили, что половое размножение или какие-либо другие «разумные процессы» могут быть связаны с возникновением многих из этих крошечных организмов. Поэтому они с новым интересом вернулись к идее о самозарождении.

38

Если раньше мы сравнивали научное исследование с работой детектива, то метод Левенгука можно было бы сравнить с экспертизой по исследованию отпечатков пальцев. Он был мастером своего дела и неутомимым исследователем, но по крайней мере в этом случае он не был теоретиком, который пытался найти разрешение проблем.

Хотя Левенгук сам не вступал в спор между сторонниками теорий биогенеза

и абиогенеза, его наблюдения стимулировали новые исследования со стороны других ученых.

4—5. Работы Нидхэма и Спалланцани. В 1745 г. Джон Нидхэм из Лондона привел новые доказательства в пользу происхождения жизни благодаря абиогенезу, поставив серию новых остроумных опытов. В этих опытах он использовал питательные жидкости (куриный бульон, растительный сок или другие жидкие среды, содержащие крошечные частички пищи). Он нагревал жидкость, заполнял ею пробирку и закупоривал так, чтобы она была воздухонепроницаемой, и затем нагревал ее снова. Через несколько дней жидкость кишела крошечными организмами.

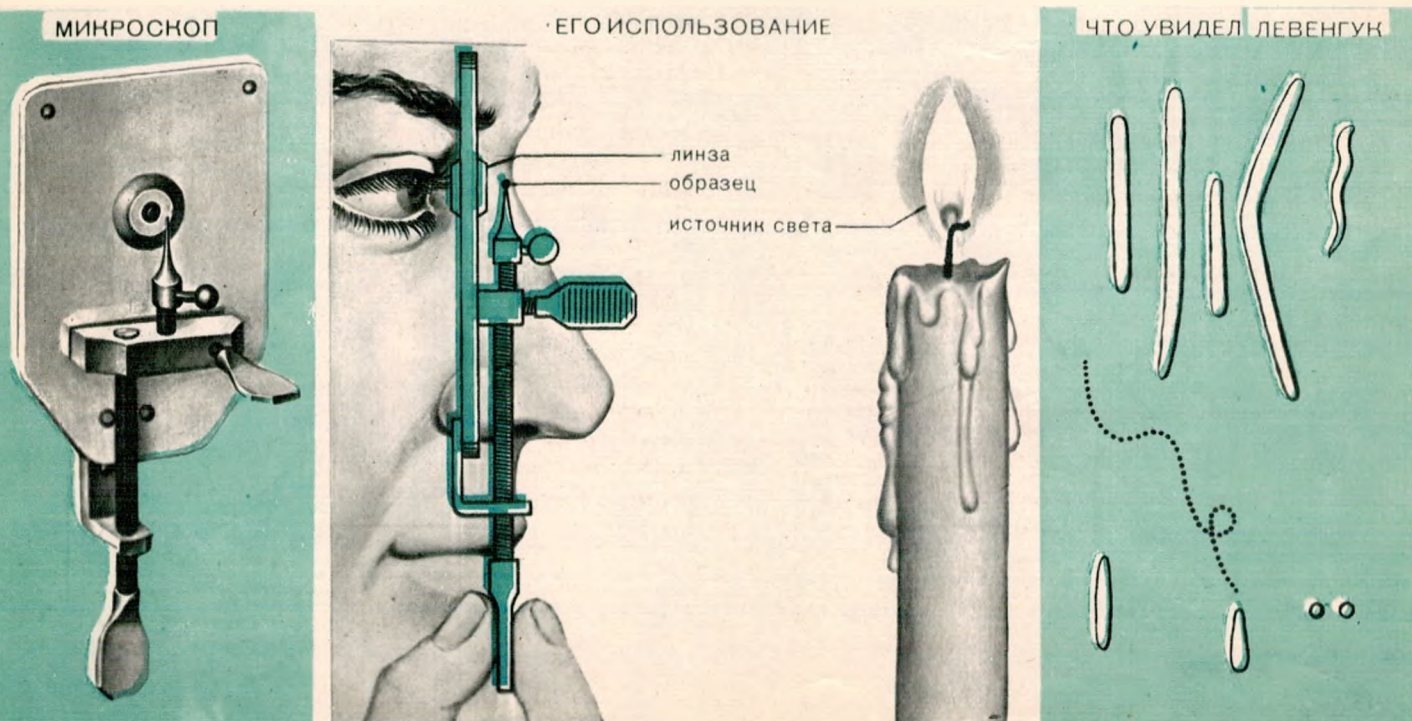
Джон Нидхэм испытывал разные жидкости и всегда получал тот же результат. Он пришел к выводу, что его результаты подтверждают его основную гипотезу, что самозарождение возможно.

Около 100 лет назад Реди опытным путем показал, что абиогенез невозможен. Тем не менее данные Нидхэма говорили в пользу теории абиогенеза.

Спустя почти 25 лет итальянский священник Лазаро Спалланцани предпринял контратаку и подверг сокрушительной критике выводы Нидхэма. Он сделал это после того, как провел сам серию блестящих опытов.

Спалланцани поместил различные растительные соки в 19 стеклянных сосудов.

4—4. Микроскоп Левенгука и способ работы с ним. Изображения бактерий, которые Левенгук видел под микроскопом.



Затем они были запаяны и их содержимое кипятилось в течение часа. После этого их оставили в покое на несколько дней. При последующей проверке не было обнаружено никаких признаков жизни. Отсюда Спалланцани сделал вывод о том, что Нидхэм нагревал пробирки недостаточно сильно для того, чтобы убить находящиеся в них живые организмы. Таким образом, даже после того как жидкость нагревали, в ней еще оставалось небольшое количество живых организмов, которые могли размножиться сразу после остывания сосудов.

Выступая против этих доводов, Нидхэм утверждал, что если какую-нибудь жидкость нагреть до очень высокой температуры, то это приведет к разрушению «активного начала».

Опыты Спалланцани, по-видимому, убедительны для нас, но не для Нидхэма, мнение которого не так легко было изменить. Теория абиогенеза до сих пор еще имеет своих сторонников. В самом деле, еще каких-нибудь 100 лет назад многие ученые мира считали абиогенез рабочей теорией.

● Напомним кратко, как обстояли дела с теорией биогенеза до XIX века. Остроумный опыт Реди подверг сомнению идею самозарождения. В противоположность Ван Хельмонту Реди сообщил результаты хорошо проверенного опыта.

Работа Реди послужила хорошим подтверждением теории биогенеза — все живое происходит от живого (предшествующих форм). Однако с открытием простейшего микроскопа, когда впервые обнаружили бактерий и крошечных животных, поначалу вновь стали оживать идеи самозарождения.

Несмотря на тщательные опыты Спалланцани, работа Нидхэма, подтверждающая теорию абиогенеза, была более признанной.

◆ Проверьте себя

1. Какое основное предположение было выдвинуто Реди? 2. Какая гипотеза вытекала из этого предположения? 3. Каким опытом подтверждал Реди свою гипотезу? 4. Что служило контролем в опытах Реди? 5. Какой вклад внес Левенгук в дискуссию между сторонниками биогенеза и абиогенеза? 6. Почему идеи Левенгука стали аргументом в пользу идеи самозарождения? 7. В чем суть критики Нидхэмом опыта Спаллан-

цани? 8. Из какого ошибочного предположения исходил Ван Хельмонт в своих опытах по самозарождению мышей? 9. Почему опыты Реди более научны, чем опыт Ван Хельмонта? 10. Каким образом Реди мог бы усовершенствовать или продолжить свой опыт?

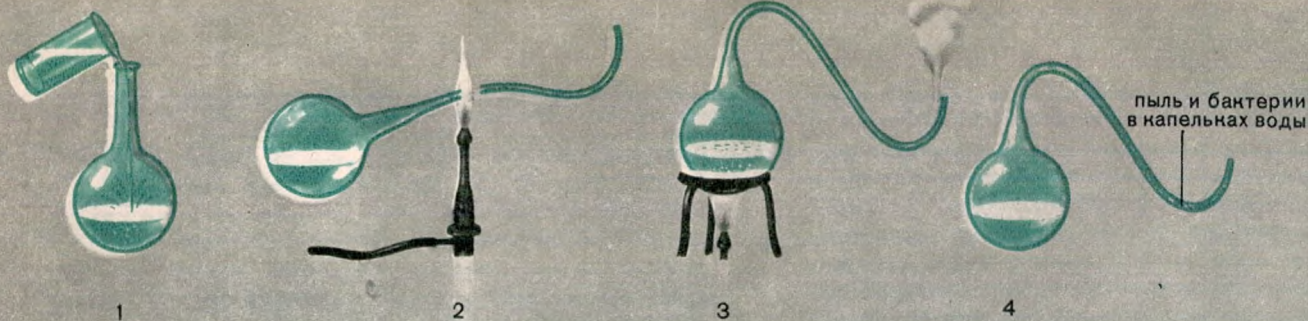
Крушение теории самозарождения

4—6. Пастер ставит убедительные опыты. В 1860 г. великий французский биолог Луи Пастер начал изучать проблему происхождения жизни. Ему удалось показать, что обычный воздух является источником микроорганизмов. Он подтвердил тот факт, что неживое вещество легко заражается живым, так как вездесущие бактерии встречаются на руках, в почве, в воде и в воздухе. Он много раз показывал, при различных обстоятельствах, что в растворах питательных веществ и других материалах, предварительно тщательно стерилизованных, не появляются живые организмы (рис. 4—5).

Победа биогенеза над абиогенезом не была легкой. Спор длился несколько лет, и прежнее предположение Нидхэма о том, что «активное начало» может быть разрушено нагреванием, много раз приводилось в качестве основного аргумента. В конце концов Пастер сконструировал свои знаменитые колбы с горлышком в форме лебединой шеи, которые с большим успехом были использованы для подтверждения гипотезы биогенеза. Пастер налил в каждую стеклянную колбу жидкость, которая приготавливалась в обычных условиях при контакте с воздухом: раствор пивных дрожжей, раствор пивных дрожжей с добавлением сахара, мочу, сок сахарной свеклы, настой перца в воде. Затем он вытягивал над огнем кончик колбы, так, чтобы получился изгиб, и кипятил жидкость несколько минут.

Во время кипячения пар свободно выходил через длинный узкий конец колбы. После того как колба остывала, жидкость в ней оставалась неизменной неопределенно долгое время.

Может показаться на первый взгляд, что обычный воздух, поступающий в первый момент охлаждения, должен попадать в колбу обычным путем. На самом деле поступлению воздуха в колбу препятствует жидкость, температура которой еще достигает точки кипения. Поэтому воздух поступает медленно, и пока жид-



4—5. Эксперименты Пастера с колбами с изогнутыми горлами. 1, 2, 3, 4 — последовательность процедур, необходимых для постановки эксперимента, описанного из работ Пастера.

40

кость охлаждается, вся пыль и микробы, находящиеся в воздухе, оседают во влажных местах изгиба кончика колбы. Но если после одного или нескольких месяцев хранения в инкубаторе кончик колбы отпилить, не прикасаясь к колбе, то через 24, 36 или 48 часов там появятся плесень и бактерии, точно так же, как в открытых сосудах или как будто колбу наполнили жидкостью вместе с пылью воздуха.

Опыты с использованием колб с формой кончиков в виде лебединой шеи интересны тем, что в них сочетается законченность с простотой. Два важных аспекта опыта дали убедительные ответы на многие возражения, высказанные противниками биогенеза.

Во-первых, несмотря на то что жидкость кипятили, Пастер смог показать, что она сохраняет способность поддерживать жизнь, если в ней находились живые организмы.

Если длинный кончик колбы отламывали или если колбу наклоняли так, что жидкость соприкасалась с пылью (грязью), находящейся в кончике шейки колбы, то в жидкости через несколько дней появлялись плесень и колонии бактерий.

Во-вторых, и это очень важно, опыт не препятствовал образованию жизни с помощью «активного начала» в воздухе, так как воздух мог беспрепятственно проходить через вытянутый кончик колбы. В колбах с такими кончиками (приготовленных так, как это показано на рисунке 4—5) по крайней мере в течение полтора лет не появляются микроорганизмы.

Пастер и биогенез оказались победителями. Но для противников Пастера этого

было недостаточно, хотя их доверие к теории абиогенеза было подорвано. Интерес к теории абиогенеза после опубликования работы Пастера носил характер чисто случайных всплесков и возникал только в связи с появлением каких-то новых сообщений.

4—7. Теория биогенеза ставит новые проблемы. Мы уже видели, как одно предположение заменили благодаря убедительным экспериментам другим. Почему мы считаем, что биогенез — это основное предположение или теория, а не просто факт? Аналогия поможет нам разъяснить этот вопрос. Вы можете сказать, например, о таком факте, что данная лягушка состоит из мельчайших микроскопических единиц, называемых клетками, так как вы изучали эту лягушку.

Однако вы можете только предположить, что все лягушки состоят из клеток, потому что это заявление будет обобщением, основанным на ограниченном наблюдении. Вы можете считать, без какой-либо тени сомнения, что все лягушки состоят из клеток, но это не будет доказательством.

Ученые считают, что важны не только факты, но и предположения, обобщения и теории. Формулировка полезных обобщений лежит в основе науки. Теория биогенеза явилась чрезвычайно полезным обобщением в биологии. Очевидно, что хорошая теория или обобщение основываются на фактах и опытах. Одной из главных ценностей хорошей теории является то, что она сопоставляет кажущиеся на первый взгляд не связанными факты, упорядочивает и систематизирует их. Кроме того, она позволяет ученым предсказывать новые факты и взаимосвязи,

о которых никто прежде не думал. Из теории биогенеза вытекают, по крайней мере, два важных вопроса.

Теория биогенеза основывается на предположении о том, что живой организм производит живые организмы. В связи с этим возникает вопрос: все ли живые существа имеют общего предка, а если так, то каким образом к настоящему времени сохранилось такое огромное разнообразие организмов? В главе 3 мы видели, что частичный ответ на этот вопрос содержится в теории эволюции. Напомним, что основным предположением в теории эволюции является то, что все живые существа, обитающие на Земле сегодня, являются видоизмененными потомками растений и животных, которые существовали до них. Эта теория почти идентична с теорией биогенеза, за исключением ключевого слова «видоизмененный».

Сходство этих теорий показывает, как теории и концепции в биологии переплетаются и связываются.

Следующий вопрос, который вытекает из теории биогенеза, такой: если жизнь производит жизнь, то откуда взялся первоисточник жизни? Ответ, который ученые дают на второй вопрос, не так легко сформулировать, как ответ на первый, — это будет видно из следующей части этой книги.

● Луи Пастера считают одним из величайших биологов. Его остроумные, очень тщательные опыты ответили на последний сильный аргумент сторонников абиогенеза о том, что воздух имеет «активное начало». Постепенное признание биогенеза в качестве рабочей теории вызвало вопрос: как и когда впервые возникла жизнь?

◆ Проверьте себя

1. Что следует предпринять, чтобы повторить опыт Пастера с колбой, кончик которой изогнут в виде лебединой шеи? 2. Чем опыт Пастера превосходит опыт Спалланцани? 3. Каким образом опыт Пастера отвечает на используемую Нидхэмом гипотезу «активного начала»? 4. Как Пастеру удалось убедительно доказать, что биогенез является правильной точкой зрения? 5. Какие детали опытов Пастера явно продемонстрировали, в чем была ошибка Нидхэма? 6. Что служило контролем в опытах Пастера с колбами, имеющими вид лебединой шеи? 7. Почему ученый должен быть уверен в предположениях, которые он делает?

Различные гипотезы о происхождении жизни на Земле

4—8. Жизнь, привнесенная из Вселенной. Ученые выдвигают различные гипотезы для объяснения того, как впервые появилась жизнь на Земле. Согласно одной гипотезе предполагается, что источником жизни на Земле были бактерии, которые прилетели из Вселенной на пылевых частицах или метеоритах. По этой гипотезе предполагается, что стойкие споры бактерий могли выжить в суровых условиях космического пространства и, значит, могли «заразить» любую планету, на которой условия были благоприятны для жизни.

Имеются два возражения против этой гипотезы. Во-первых, она объясняет только появление жизни на Земле и оставляет в стороне объяснение того, как жизнь возникла на любой планете, с которой она могла быть принесена. Во-вторых, во время путешествия к Земле с далекой планеты организм попадает в условия чрезвычайно высокой и низкой температур; кроме того, на него действует смертельная радиация, которая, вероятно, выше того уровня, при котором может существовать жизнь. «Падающие звезды», или метеоры, которые часто можно видеть ночью, являются частичками камня или пыли, которые раскаляются добела и сгорают, как только попадают в верхние слои атмосферы. Естественно, спора, находящаяся на одной из таких частиц, подвергнется разрушению задолго до того, как она попадет на поверхность Земли. Однако можно возразить, что большие метеоры могут достигать поверхности Земли (где они известны под названием метеоритов) и таким образом живые организмы могут попасть на поверхность Земли. Ученые пытаются найти какие-либо признаки жизни на метеоритах, но даже если бы они были найдены, это еще не означало бы, что живой организм выжил в суровых условиях космического пространства.

Действительно, весьма возможно, что жизнь существует на многих планетах звездной системы, кроме нашей. Однако гипотезу о том, что жизнь может быть принесена на Землю из космического пространства, очень трудно проверить. С появлением искусственных спутников у человека появилась возможность соби-



4—6. Примеры автотрофных растений: слева — нитчатая водоросль; справа — папоротник.

42

рать небольшое количество осколков в космическом пространстве и затем тщательно их изучать. Но это не решающий эксперимент, так как полученные результаты можно будет объяснить по-разному. Пока еще нет доказательств того, что живые существа, исключая хорошо защищенных обитателей космических кораблей (космонавтов), способны выжить в космическом пространстве. Сейчас проводятся дальнейшие исследования в этом направлении.

4—9. Автотрофная гипотеза. При рассмотрении проблемы происхождения жизни можно рассуждать так: все живые организмы нуждаются в пище, и поэтому начальные формы жизни должны были быть способны производить необходимую им пищу. Организмы, способные производить пищу, называются **автотрофными**. Все зеленые растения автотрофны (рис. 4—6). Некоторые виды бактерий также автотрофны.

Некоторые автотрофы для синтеза пищи используют энергию солнечных лучей, другие используют энергию химических реакций. Синтез означает образование чего-то сложного из более простых веществ. Автотрофная гипотеза полагает, что организм такого типа мог бы быть исходной формой жизни. Но серьезный недостаток автотрофной гипотезы связан с тем, что все известные химические реакции, участвующие в создании пищи, очень сложны. Более того, для синтеза питательных веществ нужен сложный организм, чтобы создавать сложные вещества из простых. Если первые организмы были способны синтезировать пищу, то мы должны предположить, что сложные системы синтеза появились внезапно.

Другими словами, первые автотрофы должны были быть с самого начала довольно сложными организмами. Конечно, это могло произойти. Однако, исходя из теории эволюции, сложные организмы чаще всего появляются в результате накопления небольших изменений в течение огромного промежутка времени. Поэтому более вероятно, что развитие началось с менее сложных организмов, которые не могли синтезировать пищу. Это не означает, что автотрофная гипотеза бесполезна. Возможно, что через несколько лет ученые найдут какие-либо пути преодоления недостатков этой гипотезы.

В то время как автотрофная гипотеза предполагает, что сложные организмы возникают в простой окружающей среде, следующая гипотеза предполагает обратное: простые организмы возникают в сложной окружающей среде.

4—10. Гетеротрофная гипотеза. В противоположность автотрофу **гетеротрофом** называется организм, который не способен производить необходимую ему пищу. Возможно, он способен синтезировать несколько соединений, но, в общем, он должен располагать каким-то внешним источником для своего питания. Все люди и животные являются гетеротрофами. Большинство бактерий и некоторые растения (например, плесень и грибы) также гетеротрофы (рис. 4—7).

Гетеротрофная гипотеза предполагает, что ранние формы жизни возникли из неживого и что они не были способны синтезировать пищу. Чем эта гипотеза отличается от ранних идей самозарождения? Разница есть — и очень важная. В первоначальном представлении о самозарождении



4—7. Два примера гетеротрофов: с л е в а — грибы; с п р а в а — овцы.

дении утверждалось, что сложные организмы могли внезапно возникнуть из неживого вещества. Более того, предполагалось, что самозарождение — это постоянно действующий процесс, который может происходить ежедневно. В противоположность этому гетеротрофная гипотеза предполагает, что очень маленький организм медленно развился из неживой материи и что это происходило миллионы лет назад в специфических условиях окружающей среды.

Вашей первой реакцией, возможно, будет восклицание: «Подождите! Откуда гетеротрофы добывали пищу, если не было аутотрофов, которые бы ее производили?»

На этот и на некоторые другие вопросы дают ответ гипотезы происхождения жизни, выдвинутые советским биохимиком Александром Ивановичем Опариным и английским биологом Джоном Холдейном¹.

Несмотря на то что гетеротрофная теория разработана другими исследователями, она тем не менее исходит из дарвиновской теории эволюции посредством естественного отбора. Дарвин не предпринимал попытки изучить вопрос о происхождении жизни, но он предполагал, что условия, при которых могла возникнуть жизнь, сходны с условиями се-

годняшних дней. Это предположение теперь не считают правильным, так как накопилось много доказательств того, что в давние времена Земля и ее атмосфера очень сильно отличались от того, что мы наблюдаем сегодня. Гипотеза Дарвина напоминает гетеротрофную гипотезу.

● Для объяснения происхождения жизни был предложен ряд гипотез. Первая гипотеза, заключающаяся в том, что жизнь проникла на нашу планету из космического пространства в виде спор, может объяснить возникновение жизни на нашей планете, но мало что дает для понимания того, как вообще могла возникнуть жизнь. Аутотрофная гипотеза предполагает, что первые формы жизни должны были синтезировать свою собственную пищу. Основная трудность этого подхода заключалась в том, что он требует наличия сложной системы синтеза с самого начала возникновения жизни. Гетеротрофная гипотеза, которая будет рассматриваться подробно ниже, полагает, что исходные организмы не синтезировали пищу, а, напротив, развивались с самого начала как гетеротрофы.

43

◆ Проверьте себя

1. Какие имеются аргументы за и против аутотрофной гипотезы? 2. В чем основной недостаток аутотрофной теории происхождения жизни? Следует ли из-за этого ее полностью игнорировать? 3. Если исследователи обнаружат бактериальные споры в космическом пространстве, то как это можно будет объяснить? 4. Какой основной довод надо привести для отказа от гипотезы, говорящей о том, что жизнь принесена на Землю из космического пространства? 5. Какова связь гетеротрофной гипотезы с теорией эволюции Дарвина?

¹ Впервые современная гипотеза о происхождении жизни на Земле была опубликована А. И. Опариным в 1924 г. Подробное изложение гипотезы дается им в 1936, 1937 и последующих годах. (См.: А. И. Опарин. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957.) Несколько позже, в 1929 г., к тем же представлениям о происхождении жизни пришел Дж. Холдейн. (П р и м. р е д.)

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

В средние века было распространено мнение о том, что организмы могут возникать из неживой материи. Это представление было названо самозарождением, и предполагалось, что самозарождение связано с присутствием «активного начала». Опыты Реди бросили вызов идее самозарождения и выдвинули мысль о биогенезе, о том, что жизнь на Земле могла возникнуть из предшествующих форм жизни.

Усовершенствование микроскопа Левенгуком привело к открытию существования микроорганизмов. Это открытие способствовало тому, что сторонники теории абиогенеза предприняли постановку новых опытов.

Работа сторонника теории абиогенеза Нидхэма была опровергнута работами

Спалланцани, а затем опытом Пастера. Опыт Пастера с колбами, имеющими изогнутые в форме лебединой шеи кончики, способствовал установлению истинности теории биогенеза.

Ученые понимали, что биогенез поднимает новые проблемы, касающиеся происхождения жизни. Было предложено несколько гипотез возникновения жизни, в частности аутотрофная и гетеротрофная гипотезы. Недостаток аутотрофной гипотезы в том, что она требует, чтобы первоначальные организмы обладали сложной системой для синтеза необходимой им пищи. Гетеротрофная гипотеза предполагает, что первые организмы на Земле были очень просты и не синтезировали пищи.

Определенные предположения гетеротрофной гипотезы являются основой для следующей части этой книги.



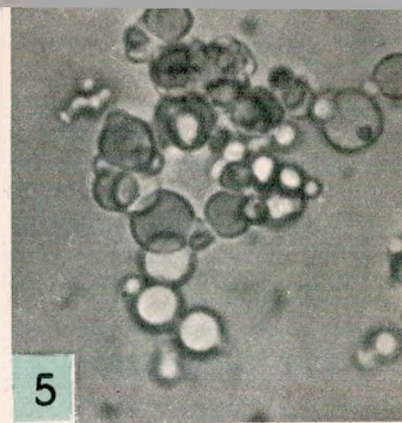
Микросферы белковоподобного вещества (протеиноида) сильно напоминают делящиеся бактериальные клетки.

ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕТКИ

Открытия, сделанные наукой в последнее время, помогли биологам понять, как можно применить идеи Дарвина об эволюции к одноклеточным организмам. Если допустить, что современные сложные организмы являются видоизмененными потомками более простых предков, то можно предположить, что одноклеточные организмы произошли от еще более примитивных предков. Длительная, постепенная эволюция химических соединений в течение миллионов лет, вероятно, предшествовала эволюции жизни. Развивая эту гипотезу, мы будем отчетливо выделять ее предположения и подкреплять соответствующими доказательствами.

Чтобы можно было лучше понять явления, происходившие в далекие времена, в этой части также будут обсуждаться теория образования нашей планеты и химический состав атмосферы. С этой целью в эту главу включена в элементарном изложении теория строения атомов и молекул. Эти сведения будут использоваться при описании опытов, в которых показывается, как химические соединения могли стать предшественниками жизни.

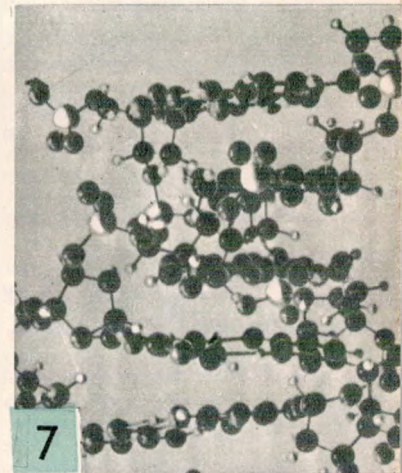
ЧАСТЬ ВТОРАЯ



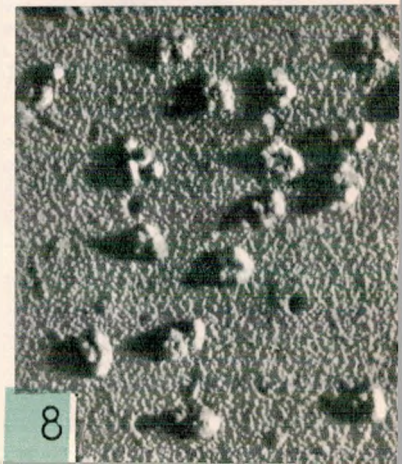
5



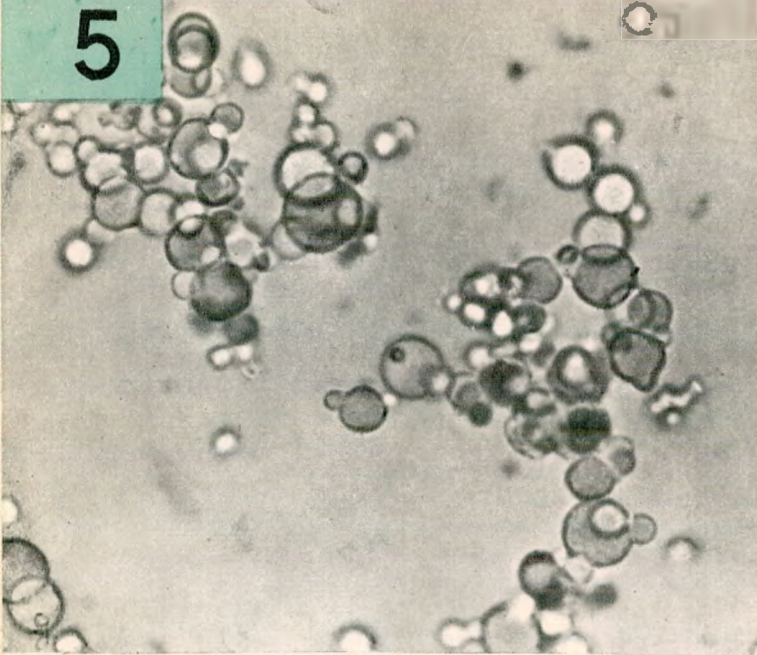
6



7



8



Коацерваты — скопления белковых молекул, которые собираются в группы в окружающей жидкости.

46

Происхождение жизни

60—70-е годы XIX столетия были годами блестящего развития биологии. Теория эволюции Дарвина и эксперименты Пастера, опровергшие теорию самозарождения, поставили фундаментальные вопросы о происхождении жизни. Открытия в области биологии, быстрое развитие ее вызвали огромный переворот в интеллектуальной жизни того времени и имели далеко идущие последствия для изучения жизни на Земле в прошлом и настоящем. Новые взгляды на происхождение жизни утвердились совсем недавно, и сейчас вновь возник интерес к изучению этого вопроса. Гетеротрофная гипотеза — одна из таких новых точек зрения, и она согласуется с теориями Дарвина и Пастера.

Эта гипотеза предполагает, что химический состав древней атмосферы Земли был очень важен для происхождения и эволюции живого. Простые вещества в древней атмосфере могли вступать в химические реакции и образовывать более сложные соединения. Эволюция химических соединений на протяжении миллионов лет, вероятно, предшествовала эволюции жизни. В своем изложении мы будем доказывать эту гипотезу. Эта глава знакомит вас с теорией образования Земли и химическим строением ее древней атмосферы. Поэтому в пятую главу включены простейшие представления об атомах и молекулах. Эта информация будет использована, чтобы описать эксперименты, показывающие, как химические соединения могли стать предшественниками жизни.

Условия в ранний период развития Земли

5—1. Возраст Земли. Изучая происхождение жизни, мы должны в первую очередь выяснить, какие условия существовали на Земле до возникновения жизни. Несмотря на то что мы не можем обсуждать здесь все гипотезы о происхождении Земли, мы надеемся, что с некоторыми из них вы познакомитесь. На последней странице этой главы приводятся названия некоторых гипотез.

Возраст Земли, который определяли различными методами, насчитывает 6—7 миллиардов лет. Ни один из методов для определения возраста Земли не является точным, и указанная величина может колебаться в пределах миллионов лет. Изучение древних ископаемых и других материалов указывает на то, что жизнь на Земле не могла еще существовать, когда возраст Земли насчитывал 2 миллиарда лет. Это должно было бы означать, что жизнь, по-видимому, существует менее половины срока возраста Земли. Около 3 миллиардов лет должно было пройти, прежде чем на Земле возникла жизнь. По мере того как вы будете читать эту и три последующие главы, все время имейте в виду, что обсуждение событий, которые имели место в течение такого длительного промежутка времени, укладывается всего на нескольких страницах (рис. 5—1).

Для объяснения происхождения Земли было предложено множество гипотез. Предполагаемая последовательность событий, описанная ниже, основывается на большом числе данных и является общепринятой.

1. Предполагается, что Солнце и планеты Солнечной системы образовались внутри облака космической пыли. Земля, вероятно, вначале имела относительно маленькую массу и затем увеличилась в размерах, так как силы гравитации притягивали все больше и больше частиц.

2. По мере того как масса Земли увеличивалась, силы гравитации также увеличивались, приводя к уплотнению частиц. Из-за увеличения плотности частиц начала подниматься температура Земли.

3. В конце концов Земля начала охлаждаться, и охлаждение продолжалось в течение многих миллионов лет. Во время нагревания и охлаждения образо-

вался ряд химических веществ. Более тяжелые вещества оседали к центру, образуя ядро Земли, а более легкие вещества образовывали оболочку Земли.

4. По мере охлаждения поверхность Земли затвердевала, исключая те места, где происходило извержение вулканов. Происхождение коры Земли, а также вод океанов тесно связано с вулканической деятельностью.

5. Благодаря большим размерам Земля имела силу притяжения, достаточную для того, чтобы удерживать окружающие ее газы, которые в противном случае должны были бы улетучиться в космическое пространство. Это были совсем иные газы, чем в современной атмосфере.

5—2. Древняя атмосфера. Как мы уже говорили, Земля была способна удерживать над своей поверхностью газы, выделявшиеся из ее недр. Изучение Солнечной системы и некоторых участков Вселенной показывает, что атмосфера звезд и планет постепенно изменяется в течение длительного периода времени. Поэтому можно предположить, что атмосфера Земли также подвергалась изменению.

Сейчас в нашей атмосфере содержится около 80% азота. Остальную часть в основном составляет кислород с небольшим количеством других газов, например углекислоты.

Геологи и другие ученые имеют сведения о том, что в древней атмосфере Земли содержались вода, пар, водород, аммиак и метан. Даже сейчас одна из планет Солнечной системы — Юпитер имеет в атмосфере водород, метан и аммиак.

Водород является самым простым и наиболее распространенным элементом во Вселенной. Водяной пар — это вода в газообразной форме. Метан — газ, который очень хорошо горит, и его обычно используют в быту для приготовления пищи и обогрева. Аммиак — газ, который соединяется со многими очищенными жидкостями.

Состав первоначальной атмосферы имеет важное значение в гетеротрофной гипотезе.

5—1. Календарь событий, в котором 4,5 миллиарда лет истории Земли условно приняты за один год. Каждый день этого календаря эквивалентен приблизительно 12 миллионам лет земной истории.



Предположение 1. Атмосфера Земли в ранний период времени состояла первоначально из простых газов — водяного пара, водорода, метана и аммиака. Эти газы содержали основные ингредиенты, необходимые для жизни.

Водяной пар считается важной частью древней атмосферы. Согласно одной из гипотез вода, имеющаяся на Земле, появилась на ней в результате вулканической деятельности. Даже сейчас водяной пар составляет около 10% веса материалов, выбрасываемых во время вулканических извержений. Этот водяной пар конденсируется и выпадает в виде сильных дождей. Геологи установили, что в среднем кора Земли имеет толщину около 20 км и представляет собой в основном вулканические породы. Некоторые геологи считают, что если эти вулканические породы были выброшены из внутренних слоев Земли, то такой процесс сопровождался образованием огромных количеств водяного пара. Они предполагают, что в результате вулканической деятельности и образовалась вся вода, которая имеется сейчас в океанах.

Вначале из-за высокой температуры вода находилась в состоянии пара. Поэтому в атмосфере накопилось огромное количество водяного пара. Высоко над Землей, в холодном пространстве, водяной пар конденсировался, образуя тучи, а затем в виде дождя выпадал на горячие скалы. Потом вода вновь испарялась, и пар возвращался в атмосферу. Это должно было привести к сильным ливням, сопровождавшимся непрерывными молниями. Испарение и конденсация повторялись много раз и повторяются до сих пор.

Вы можете спросить, почему ученые считают, что свободный азот, кислород и двуокись углерода отсутствовали в примитивной атмосфере. Потому что большое количество водорода и высокая температура приводили к тому, что свободный азот должен был соединяться с водородом, образуя аммиак. По той же причине углерод должен был бы соединяться с водородом, образуя метан. Свободный кислород должен был соединяться с такими элементами, как железо, кремний и алюминий, образуя множество минералов в земной коре. Даже сейчас

некоторая часть кислорода продолжает медленно соединяться с этими элементами. Наш атмосферный кислород уже давно бы исчез, если бы не восполнялся постоянно за счет деятельности зеленых растений.

Эти и другие доводы заставляют верить, что в древней атмосфере содержалось очень небольшое количество азота, двуокиси углерода и кислорода.

● *Научные данные показывают, что возраст Земли колеблется от 6 до 7 миллиардов лет. Дарвину удалось доказать, что живые существа изменялись в течение длительного периода времени. Мы можем предположить, что Земля тоже должна иметь свою эволюцию. Древняя земная кора и атмосфера сильно отличались от сегодняшней. Первоначально атмосфера, вероятно, содержала огромное количество водорода, метана, аммиака и воды.*

◆ Проверьте себя

1. Какую часть времени (приблизительно) истории Земли на ней существует жизнь? 2. Почему при изучении гетеротрофной гипотезы важно принимать во внимание условия, которые были на Земле в ранний период ее существования? 3. Как можно объяснить образование воды в океанах? 4. Какие доказательства подтверждают, что в древней атмосфере Земли содержалось мало азота, кислорода и двуокиси углерода? 5. Какие газы содержались, по всей вероятности, в атмосфере Земли в ранний период ее существования?

Химические процессы в атмосфере Земли в ранний период ее существования

5—3. Ключ к химии — атомная теория. Для того чтобы понять, как газы и другие вещества соединяются, необходимо познакомиться с элементарной химией. Затем вы познакомитесь с несколькими основными принципами и предположениями, выдвинутыми гетеротрофной гипотезой.

Атмосфера Земли в ранний период ее существования из известных вам газов содержала пары воды. На нашей планете и сегодня имеется огромное количество воды в газообразном, жидком и твердом состоянии. Состояние, в котором находится вода, зависит главным образом от ее температуры. Несмотря на то что со-

стояние, в котором находится вода, может меняться, ее химический состав остается тем же. Физические и химические свойства воды должны были оказывать огромное влияние на эволюцию жизни.

При прохождении электрического тока через сосуд с водой образуются два газа — водород и кислород (рис. 5—2). Этот процесс разложения, или распада, веществ на составные части с помощью электрической энергии называется **электролизом**. Так как вода может распадаться на другие вещества, то ее называют химическим соединением. С другой стороны, кислород и водород не могут распадаться на другие вещества. Поэтому они называются **элементами**.

Элемент можно определить как простейшую форму вещества, которое проявляет единственные в своем роде химические свойства и которое нельзя разложить на более простые вещества. Имеется приблизительно 100 известных элементов. С некоторыми из этих элементов, такими, как водород, кислород, золото, олово, серебро, йод и свинец, вы знакомы. Все остальные вещества, известные человеку, состоят из двух или более элементов.

Обнаружено, что при электролизе воды на каждые два объема водорода образуется один объем кислорода, т. е. на 2 л водорода образуется только 1 л кислорода.

Какой вывод мы можем сделать, исходя из этого наблюдения? Имеется ли здесь какая-либо проблема? Да. Эта проблема и многие другие объясняются с помощью гипотезы, выдвинутой английским ученым Джоном Дальтоном около 150 лет назад.

Для объяснения многих химических явлений, известных в то время, Дальтон предложил гипотезу, которая в ее современном виде известна под названием **атомной теории**. Его первоначальная теория, подобно большинству теорий, изменялась по мере того как открывали новые факты. Фундаментальные предположения ранней атомной теории сводятся к следующему:

1. Вся материя состоит из невидимых частиц, называемых **атомами**.

2. Атомы какого-либо химического элемента одинаковы и имеют равную массу, но они отличаются по свойствам и массе от атомов других элементов.

3. Атомы одного и того же элемента или различных элементов могут соединяться, образуя **молекулы**. Состоящие из различных элементов молекулы называются **соединениями**.

4. Атомы одних и тех же элементов могут соединяться в различных пропорциях, образуя несколько соединений.

Теория Дальтона помогла объяснить множество противоречивых наблюдений, которые были сделаны им и его коллегами. С тех пор теория Дальтона изменилась, и сейчас она лежит в основе нашего понимания различных явлений химии и биологии.

Итак, материя, живая или неживая, состоит из крошечных частиц, называемых атомами. Имеется приблизительно 100 различных сортов этих крошечных частиц, и они соединяются, образуя молекулы миллионов различных соединений. Из одних и тех же видов атомов может быть образовано несколько сортов молекул. Например, вода и перекись водорода содержат только атомы водорода и кислорода.

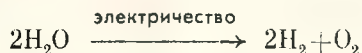
При символической записи элементов используют начальные буквы названия элементов. Например, H означает атом водорода (Hydrogen), O — атом кислорода (Oxygen), C — атом углерода (Carbon) и N — атом азота (Nitrogen).

5—4. Химический состав воды. Атомная теория, как и любая другая, пытается объяснить известные факты и предсказать новые. Проблему электролиза гораздо легче понять, если мы рассмотрим ее, исходя из существования атомов и молекул. При электролизе воды образуется водорода в два раза больше, чем кислорода. Это означает, что молекула воды содержит два атома водорода и один атом кислорода. Поэтому электролиз можно представить следующим образом:



Изучение газообразного водорода и кислорода показывает, что они редко встречаются в виде отдельных атомов. Обычно два атома водорода, соединяясь, образуют одну молекулу водорода, а два атома кислорода, соединяясь, образуют одну молекулу кислорода. Следова-

тельно, при электролизе двух молекул воды должна образоваться одна молекула кислорода. Используя химические символы, эту мысль можно записать в виде уравнения:



Если атмосфера Земли в ранний период ее существования содержала огромное количество водяного пара и если непрерывно возникали вспышки молний, то можно предположить, что при этом должен был происходить электролиз воды (рис. 5—3).

5—5. Электрическая природа материи. Электролиз можно рассматривать еще в одном аспекте — как действие электричества на вещество. **Электричество** — это вид **энергии**, т. е. это не вещество, а **способность совершать действие**. Например, тепло — форма энергии, с которой мы знакомы. Кроме того, вы знакомы с другими формами энергии, такими, как свет и радиоволны. Эта энергия называется **лучистой**. Другим видом лучистой энергии является ультрафиолетовый свет.

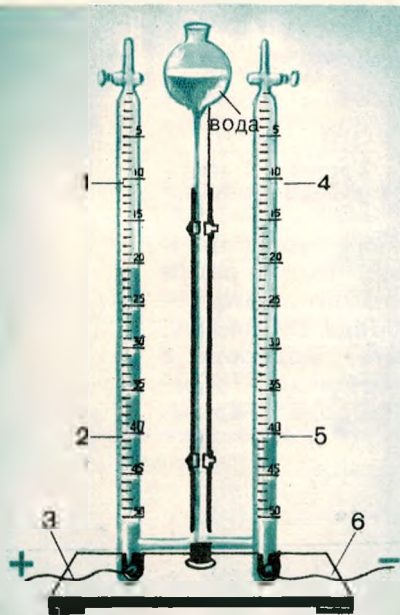
Электролиз воды может служить иллюстрацией действия электрической энергии на вещество. При распаде молекул воды на молекулы водорода и кислорода электрическая энергия превращается в химическую. Какова природа атомов и молекул и почему возможно превращение энергии? Что такое химическая энергия? Ответ на эти вопросы —

увлекательный детективный рассказ. Приведем здесь лишь несколько выводов, сделанных учеными в отношении природы атомов и молекул (рис. 5—3).

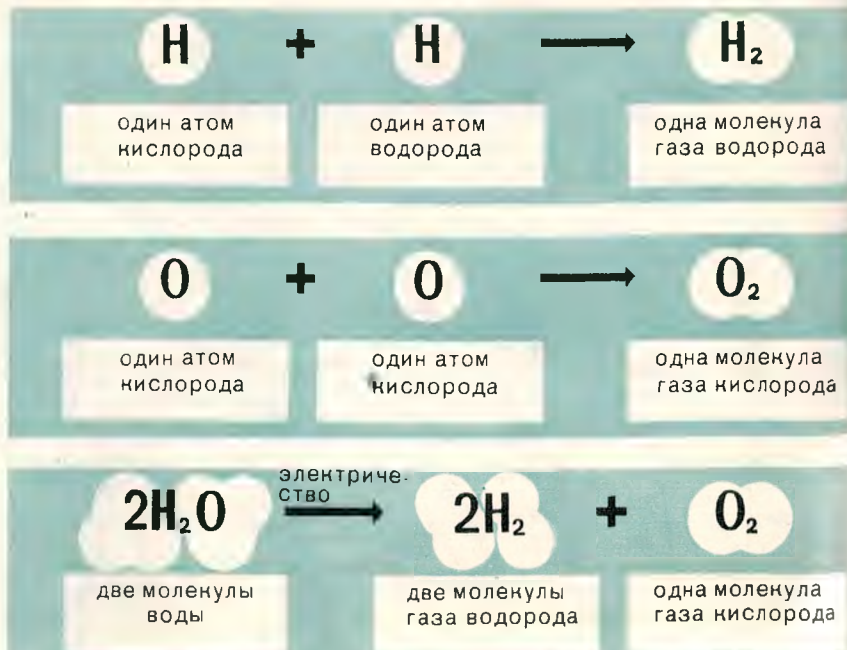
Согласно теории Дальтона, атом, являющийся мельчайшей единицей вещества, обладает всеми химическими свойствами элемента. Каждый атом является миниатюрной системой электрически заряженных частиц. Одни частицы заряжены положительно, другие — отрицательно. Отрицательно заряженные частицы отталкиваются друг от друга, но притягиваются к положительно заряженным частицам. Положительно заряженные частицы отталкиваются друг от друга, но притягиваются к отрицательно заряженным частицам. В крошечных **ядрах**, находящихся в центре атома, содержатся положительно заряженные частицы — **протоны**. Отрицательно заряженные частицы — **электроны** быстро вращаются вокруг атомных ядер. Если число положительно заряженных частиц равно числу отрицательно заряженных частиц в атоме, то говорят, что атом электрически нейтрален (рис. 5—4).

Каждый атом имеет характерное сочетание электрически заряженных частиц. Например, водородный атом состоит из одного положительного заряда и одного отрицательного. Поэтому водород является самой простой системой из положительного и отрицательного зарядов (протона и электрона). Система углерода насчитывает 6 протонов и 6 электронов. Система азота имеет 7 протонов и 7 элек-

5—2. Аппарат, используемый при электролизе воды: 1—кислород; 2—вода; 3—провод от положительного полюса батареи; 4—водород; 5—вода; 6—провод от отрицательного полюса батареи.



5—3. Суммарная диаграмма, показывающая поведение атомов и молекул при электролизе воды.





3—4. Упрощенная диаграмма четырех атомов показывает связь между числом и расположением электронов и положительно заряженным ядром.

тронов. Водород, кислород, углерод и азот являются основными элементами, обнаруженными у всех живых существ. Очевидно, что важнейшие атомы, входящие в состав живых существ, весьма просты по сравнению с таким атомом, как уран, у которого 92 протона и 92 электрона.

5—6. Соединения атомов. Как соединяются атомы при образовании молекул? Современное объяснение химического взаимодействия, или реакции, основывается на хорошо известной теории, согласно которой все атомы и молекулы находятся в быстром беспорядочном движении. Энергия движения называется **кинетической энергией**. Температура вещества является мерой кинетической энергии его молекул. Другими словами, чем быстрее двигаются атомы и молекулы вещества, тем выше его температура. Какие данные подтверждают эту гипотезу?

Приблизительно в то же время, когда Дальтон работал над атомной теорией, шотландский ботаник Роберт Броун проводил наблюдения за находившейся в воде пылью с помощью каплевидного стекла, служившего линзой. Он был очень удивлен, увидев, что пыльца находилась в постоянном движении. С помощью контрольных опытов Броуну удалось показать, что пыльца двигалась не из-за своей собственной активности. Он также показал, что в воде нет никаких течений, которые бы вызывали движение. В настоящее время постоянное движение таких частиц, как пыльца и сажа, называют броуновским движением, по имени человека, впервые описавшего его. Наблюдение броуновского движения было эмпирическим, и поэтому для его объяснения необходима была гипотеза.

Приблизительно через 50 лет после того, как Броун наблюдал за движением

пыльцы, была предложена гипотеза для объяснения этого движения. Гипотеза утверждает, что молекулы воды, слишком маленькие, чтобы их можно было бы увидеть даже с помощью сверхмощного микроскопа, сталкиваются с пылью (рис. 5—5). Движение атомов и молекул приводит к частым столкновениям между ними. При этом они могут просто разлетаться, а иногда, в зависимости от того, как быстро они двигаются, они могут соударяться и соединяться, образуя новую молекулу. Чем быстрее они двигаются, тем больше энергия их после столкновения. Поэтому, для того чтобы началась химическая реакция, обычно необходимо нагревание. В том случае, когда образуются новые молекулы, мы говорим, что происходит **химическая реакция**.

Энергия, благодаря которой атомы удерживаются в молекулах, называется **энергией химической связи**. Имеется много различных видов химических связей, и все они обладают различным количеством энергии, а для того, чтобы разорвать какую-либо связь, требуется некоторое количество энергии. Например, чтобы разложить молекулу воды (при электролизе), необходима большая энергия, чем для разрыва одной молекулы водорода на два атома водорода. Мы уже видели, что энергия движения может также поставлять энергию для разрыва химической связи и образования новой связи и, следовательно, другой молекулы.

Химические связи являются по своей природе электрическими. Поэтому, когда две молекулы сталкиваются с достаточной энергией, электрические силы входящих в них атомов могут взаимодействовать друг с другом, образуя новые связи и таким образом создавая новые, иные молекулы. Например, при соударении молекул водорода и кислорода, обла-

дающих достаточной энергией, существующие связи рвутся и некоторые из этих молекул превращаются в молекулы воды.

Когда связи в молекуле рвутся, то атомы могут совершенно отделяться друг от друга. Некоторые из этих атомов могут после этого иметь на одну или несколько отрицательно заряженных частиц больше, чем положительно заряженных, или наоборот. Другими словами, они являются электрически заряженными атомами, которые мы называем ионами. Отрицательный ион имеет больше электронов, чем электрически нейтральный атом. Ионы образуются различными путями и играют важную роль в живых клетках. В этой главе вы прочтете о том, какое участие ионы принимают в некоторых важных биологических реакциях. Возможно, что высокая температура атмосферы Земли в ранний период ее существования должна была привести к ускоренному движению молекул и, таким образом, к увеличению числа столкновений между ними. Это должно было бы увеличить число химических реакций и образование ионов (рис. 5—6).

5—7. Молекулы простых газов. Вспомним, что электролиз воды является примером того, как электричество может вызвать распад молекул воды благодаря разрыву их связей и перестройке атомов. Электричество и кинетическая энергия — не единственные формы энергии, которые

могут вызвать распад молекул и возникновение химических реакций. Показано, что видимый свет, ультрафиолетовые и рентгеновские лучи могут разрывать и восстанавливать связи в простых газах. Поэтому можно с некоторой определенностью предположить, что такие процессы когда-то происходили в атмосфере Земли. Таким образом, атомы существовавших простых газов могли превратиться в итоге во множество других видов молекул.

Рассмотрим еще раз химический состав простых газов, которые могли присутствовать в атмосфере Земли в ранний период ее существования, — пары воды, водород, аммиак и метан. Только водород является элементом, а все остальные газы являются соединениями. Интересно отметить, что все три соединения являются простыми и все они содержат водород. В парах воды водород соединен с кислородом (H_2O), в метане с углеродом (CH_4) и в аммиаке с азотом (NH_3).

Рисунок 5—7 иллюстрирует два способа записи химического состава каждого газа: использование молекулярных либо структурных формул. При любом способе записи в формуле указывается число атомов каждого элемента, содержащегося в одной молекуле соединения.

Структурная формула аммиака указывает пропорцию азота и водорода, а также, каким образом расположены атомы в молекуле. Линии между атомом азота

5—5. Броуновское движение и его объяснение.

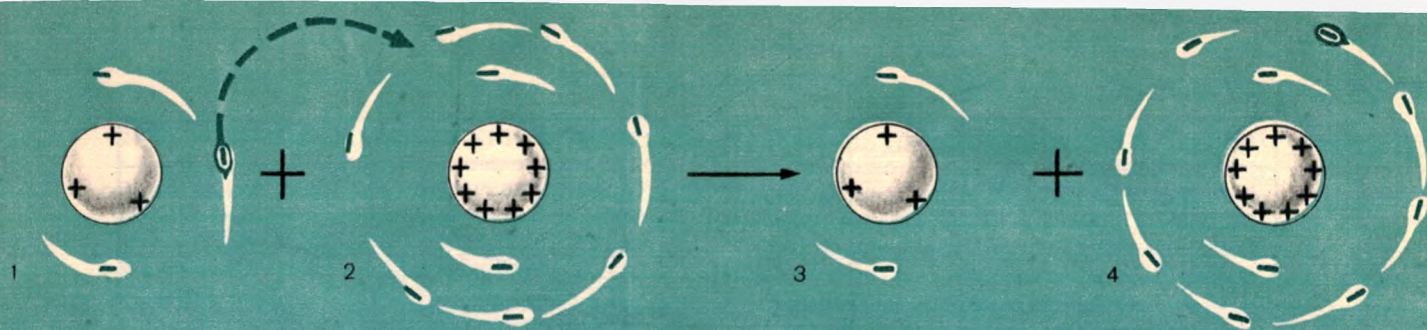


БРОУНОВСКОЕ ДВИЖЕНИЕ

беспорядочное движение
броуновских частиц
под микроскопом

ОБЪЯСНЕНИЕ БРОУНОВСКОГО ДВИЖЕНИЯ

бомбардировка видимых
частиц невидимыми
(молекулами)



1. Атом лития электрически нейтральный: $(3+) + (3-) = 0$.
2. Атом фтора электрически нейтральный: $(9+) + (9-) = 0$.
3. Ион лития электрически заряженный: $(3+) + (2-) = 1+$.
4. Ион фтора электрически заряженный: $(9+) + (10-) = 1-$.

5—6. Отношения между атомами и ионами. Уравнения показывают, что электрический заряд ионов определяется относительным числом электронов и протонов.

и атомами водорода изображают энергию химической связи, которая удерживает атомы вместе. Как мы указывали раньше, эти связи образуются в результате взаимодействия электрических зарядов, содержащихся в атомах азота и водорода. Аналогично формула для метана (CH_4) указывает на то, что в молекуле метана связаны вместе один атом углерода (C) и четыре атома водорода (H).

Давайте теперь рассмотрим различные формы энергии, которые, вероятно, принимали участие в образовании газов атмосферы Земли в ранний период ее существования. Тепловая энергия, выделявшаяся из Земли, сообщала высокую кинетическую энергию молекулам газа, приводя к образованию новых комбинаций атомов. Электрическая энергия молний разрывала химические связи молекул газов, вызывая распад существовавших молекул и образуя новые молекулы. Лучистая энергия Солнца в форме видимых и ультрафиолетовых лучей приводила к изменению имевшихся молекул.

● Вода — это соединение, которое можно разложить с помощью электрического тока на молекулы элементов водорода и кислорода. Эти молекулы состоят из еще более мелких частиц, называемых атомами, каждый из которых представляет собой систему электрических зарядов. Различные атомы, соединяясь, образуют молекулы миллионов соединений, известных человеку. Энергия, которая удерживает атомы в молекулах, называется энергией

химической связи. Из-за быстрого хаотического движения молекул при высоких температурах они могут сталкиваться и образовывать новые химические связи. Простые газы в атмосфере Земли в ранний период ее существования представляли собой различные комбинации атомов четырех элементов: водорода, кислорода, углерода и азота.

53

◆ Проверьте себя

1. В чем разница между атомами и молекулами?
2. Что такое соединение?
3. Каковы данные в пользу теории о том, что в молекуле воды содержится водорода в два раза больше, чем кислорода?
4. Из каких элементов могли состоять газы в примитивной атмосфере Земли?
5. Атомную теорию Дальтона дополнили другие химики. Какое важное дополнение обсуждалось в этом разделе?
6. Что такое химическая связь?
7. Какая связь между броуновским движением и молекулами?
8. Какая связь броуновского движения с кинетической энергией?
9. Что такое ион? Как он образуется?

Эволюция химических соединений

5—8. Образование органических соединений. Одно из основных предположений гетеротрофной гипотезы заключается в том, что возникновению жизни предшествовало накопление органических молекул. Сегодня мы называем органическими молекулами все те молекулы, которые содержат углерод и водород. Мы называем молекулы органическими еще и потому, что первоначально считалось, что соединения такого рода могут синтезироваться только живыми организмами.

НАЗВАНИЕ	МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФОРМУЛА	СТРУКТУРНАЯ ФОРМУЛА	МОДЕЛИ	
			шарики и палочка	пространственное расположение
ВОДОРОД	H_2	$H-H$		
ВОДА	H_2O	$H-O-H$		
АММИАК	NH_3	$\begin{array}{c} H-N-H \\ \\ H \end{array}$		
МЕТАН	CH_4	$\begin{array}{c} H \\ \\ H-C-H \\ \\ H \end{array}$		

5—7. Разнообразие символов и схем, используемых в химии.

54

Однако еще в 1828 г. химики научились синтезировать мочевины из неорганических веществ. Мочевина — это органическое соединение, которое у многих животных выделяется в моче. Живые организмы считались единственным источником мочевины до тех пор, пока ее не удалось синтезировать в лаборатории. Лабораторные условия, в которых химиками были получены органические соединения, видимо, в какой-то степени имитируют условия среды на Земле в ранний период ее существования. Эти условия могли, по мнению авторов гетеротрофной гипотезы, привести к образованию органических соединений из атомов кислорода, водорода, азота и углерода. Поэтому наше второе предположение выглядит следующим образом:

Предположение 2. Органические молекулы образовались в атмосфере из присутствовавших в ней простых газов и затем были перенесены вместе с дождями в океаны.

Лауреат Нобелевской премии Гарольд Юри, работающий в Чикагском университете, заинтересовался вопросами эволюции химических соединений на Земле

в условиях раннего периода ее существования. Он обсуждал эту проблему с одним из своих студентов — Стенли Миллером. В мае 1953 г. Миллер опубликовал статью под названием «Образование аминокислот в условиях, близких к условиям, существовавшим на Земле в ранний период», в которой указывал, что А. И. Опарин высказал впервые идею о том, что основа жизни — органические соединения образовались в тот период, когда в атмосфере Земли были метан, аммиак, вода и водород, а не двуокись углерода, азот, кислород и вода. Недавно эта идея получила подтверждение в работах Юри и Бернала.

Для того чтобы проверить эту гипотезу, в специально созданном приборе через систему труб пропускалась смесь газов CH_4 , NH_3 , H_2O и H_2 , и в определенный момент времени создавался электрический разряд. В полученной смеси определяли содержание аминокислот.

В сконструированном Миллером воздушонепроницаемом приборе, наполненном метаном, водородом и аммиаком, пропускали электрический разряд. Водяной пар поступал из специального приспособления, связанного с основной частью прибора (рис. 5—8). Пар, проходя через при-

бор, охлаждался и конденсировался в виде дождя. Таким образом, в лаборатории были довольно точно воспроизведены условия, существовавшие в атмосфере первобытной Земли. К ним относятся тепло, дождь и кратковременные вспышки света.

Через неделю Миллер проанализировал газ, который находился в экспериментальных условиях. Он обнаружил, что образовавшаяся ранее бесцветная жидкость стала красной.

Химический анализ показал, что в жидкости появились некоторые соединения, которых не было в начале опыта. Атомы некоторых молекул газа рекомбинировали, образуя новые и более сложные молекулы — органические молекулы.

5—9. Молекулы аминокислот. Анализируя соединения, находящиеся в жидкости, Миллер обнаружил, что там образуются органические молекулы, известные под названием аминокислот. Аминокислоты состоят из атомов углерода, водорода, кислорода и азота. В структуру аминокислот входит центральный атом углерода (C), с которым соединяются атом водорода H, аминогруппа ($-\text{NH}_2$) и карбоксильная группа ($-\text{COOH}$). На рисунке 5—9 представлены структурные формулы нескольких аминокислот.

Каждый углеродный атом способен образовывать четыре химических связи с другими атомами. Мы упомянули здесь только о трех связях у аминокислот. А что присоединяется по четвертой связи? Как видно на рисунке, четвертая связь свободна, и по ней могут присоединяться отдельные атомы или группы атомов (обозначается символом ~).

Благодаря этой группе и различаются все известные аминокислоты. Заметьте также, что у карбоксильной группы ($-\text{COOH}$) имеется двойная связь между углеродом и одним из атомов кислорода. Таким образом, атом углерода подчиняется общей закономерности, образуя четыре связи.

Опыты Миллера (в которых он получил аминокислоты, используя смесь простых газов и источник энергии) указывают на то, что аналогичные процессы могли происходить в атмосфере Земли в ранний период ее существования. Химические связи, которые удерживают атомы газа вместе, можно разорвать, используя различные формы энергии, такие, как свет,

тепло или электричество. Затем атомы могли рекомбинировать, образуя молекулы аминокислот. Вероятно, только первично образованные в океане аминокислоты не подверглись дальнейшим изменениям и, таким образом, сохранились.

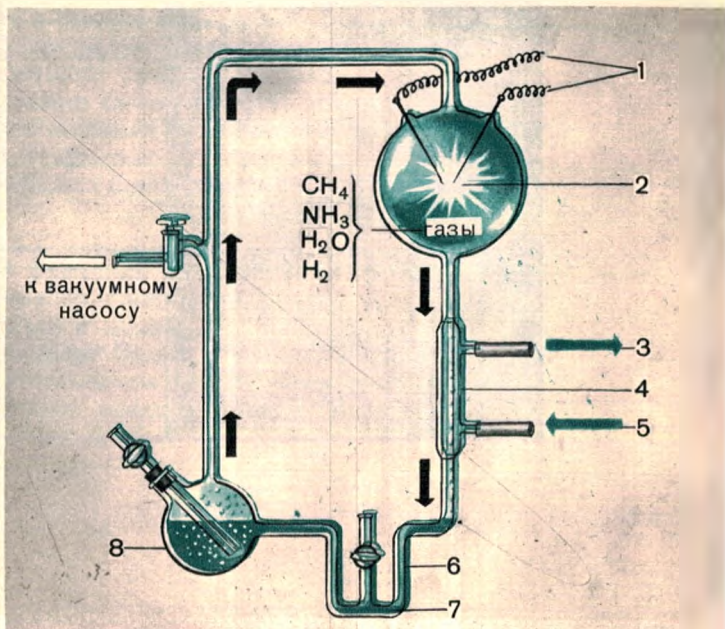
Используя предположения гетеротрофной гипотезы А. И. Опарина, Миллер предсказал, что, если гипотеза верна, должен происходить синтез органических соединений в использованных им лабораторных условиях. Это явилось важным подтверждением гетеротрофной гипотезы.

5—10. Образование соединений из аминокислот. Молекулы аминокислот сложнее молекул простых газов, но они менее сложны, чем молекулы белков. Белки — это гигантские молекулы, состоящие из 100—3000 молекул аминокислот. У всех исследованных живых существ были обнаружены белки. Поэтому нам следует предположить, что и примитивные формы жизни содержали белки. Если это так, то как же они образовались? Этот вопрос приводит нас к третьему предположению.

55

Предположение 3. По мере того как в течение миллионов лет органические молекулы накапливались в океане, некоторые из них благодаря химическим реакциям образовывали более крупные и более сложные молекулы.

5—8. Схема действия генератора искровых разрядов. 1 — провода, подводящие электрическое напряжение; 2 — искровой разряд; 3 — отток воды; 4 — холодильник; 5 — приток воды; 6 — вода, содержащая органические соединения; 7 — сифон; 8 — кипящая вода.



Чтобы понять, как развивались примитивные гетеротрофы, надо иметь некоторые сведения о структуре белков. В живом организме насчитывается 20 аминокислот. Так как в молекуле белка может содержаться от 100 до 3000 молекул аминокислот, это означает, что в одной белковой молекуле одна и та же молекула аминокислоты должна встречаться много раз. Любые две молекулы аминокислоты могут соединяться благодаря образованию связи между аминогруппой одной и карбоксильной группой другой молекулы. Эта связь, названная пептидной (\sim), образуется благодаря отщеплению одной молекулы воды. На рисунке 5—10 показано образование пептидной связи.

При образовании пептидной связи карбоксильная группа ($-\text{COOH}$) одной аминокислоты соединяется с аминогруппой (NH_2) второй аминокислоты. Кислотная группа теряет атом водорода и атом кислорода. Аминогруппа теряет атом водорода. Два водородных атома, соединяясь с атомом кислорода, образуют молекулу

воды (H_2O). При отщеплении воды две аминокислоты соединяются с помощью пептидной связи. Этот тип химической реакции, при котором происходит образование большой молекулы из маленьких благодаря отрыву молекулы воды, называется дегидратационным синтезом.

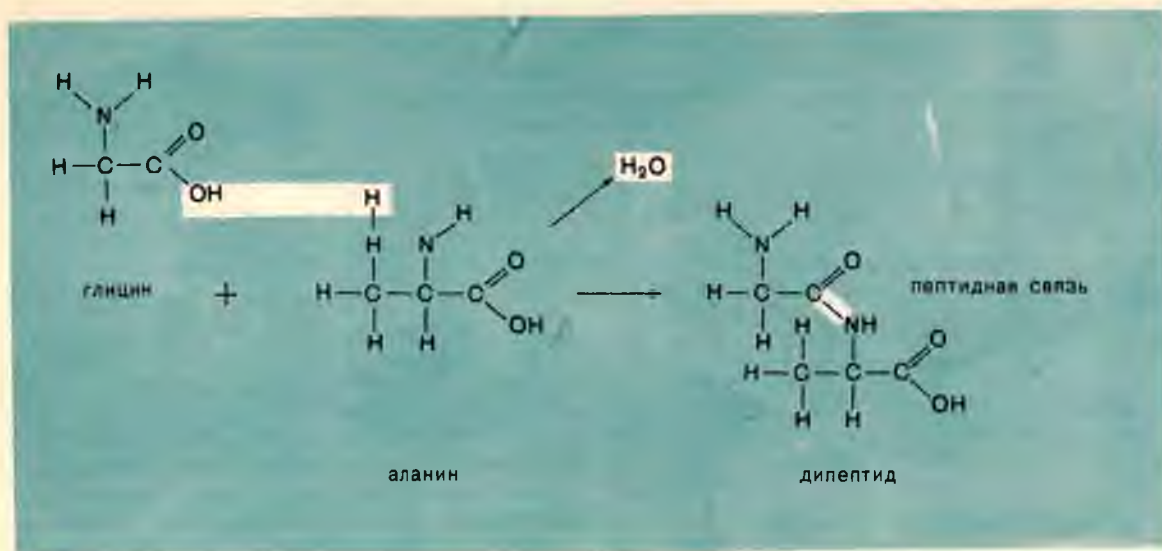
При добавлении молекул воды в соответствующих условиях может проходить процесс, обратный дегидратационному синтезу. Этот процесс может идти быстрее при нагревании белков в водном растворе. В этом случае происходит разрыв пептидных связей и цепочка белковых молекул распадается на отдельные аминокислоты. Процесс расщепления молекулы с присоединением воды известен под названием гидролиза. Это слово происходит от двух греческих слов: гидро — «вода», лизис — «разложение» (белка). Например, гидролиз белка в нашем желудке является частью процесса пищеварения. Гидролиз белка водой нуждается в специальных соединениях-ускорителях, называемых катализаторами. В желудке эту роль играет пепсин. В отсутствие катализаторов гидролиз белка не идет.

Большая молекула, образовавшаяся при соединении двух молекул аминокислот с помощью пептидной связи, имеет аминогруппу на одном конце и кислотную группу на другом (рис. 5—10). Благодаря этому следующая молекула аминокислоты может присоединяться посредством пептидной связи к любому ее концу. Количество присоединенных друг к другу аминокислот может увеличиваться до сотен и тысяч, образуя молекулу белка. Такая цепочка из аминокислот называется полипептидом.

5—11. Опыты с аминокислотами. Сидней В. Фокс, ученый из Флоридского университета, высказал предположения о возможных условиях, при которых могло произойти соединение аминокислот с образованием первичных молекул белка. Фокс знал, что белки образуются благодаря биохимическим реакциям, протекающим в живых существах. Однако он пытался определить условия, при которых могли образоваться первые белки, до того, как появилась жизнь, — другими словами, исследовать добиохимические процессы. В докладе, представленном в 1957 г. на конференции по происхождению жизни, Фокс указывал, что он основывался на данных Миллера.

56 5—9. Структурные формулы нескольких аминокислот.

РАЗЛИЧНЫЕ R ГРУППЫ	ТОЖДЕСТВЕННЫЕ ГРУППЫ КИСЛОТ И АМИНОВ	НАЗВАНИЕ
R	<div style="text-align: center;"> <div style="margin-bottom: 10px;">амино- группа</div> <div style="margin-top: 10px;">кислотная группа</div> </div>	(Общая)
H	<div style="text-align: center;"> <div style="margin-bottom: 10px;">NH_2</div> <div style="margin-top: 10px;">COOH</div> </div>	Глицин
<div style="text-align: center;"> </div>	<div style="text-align: center;"> <div style="margin-bottom: 10px;">NH_2</div> <div style="margin-top: 10px;">COOH</div> </div>	Аланин



5—10. Образование пептидной связи.

Трактовкой описанных опытов явилась гипотеза о том, что пептидные связи могли образовываться при повышенных температурах, когда происходило испарение образующейся побочно воды.

Фокс ставил опыты, основываясь на работах другого ученого (Миллера), но высказывал и дополнительную гипотезу: аминокислоты могут соединяться, образуя пептидные связи, благодаря дегидратационному синтезу. Полученные результаты могут стимулировать постановку новых опытов. Это свидетельствует о плодотворности данной гипотезы.

В своих опытах Фокс нагревал сухую смесь аминокислот. Он обнаружил, что при охлаждении массы происходило связывание аминокислот с образованием более крупных и сложных молекул. При образовании пептидных связей вода испарялась. Образовавшиеся сложные молекулы были очень похожи на белки.

Его опыт указал на возможную отправную точку в решении проблемы: откуда могли взяться белки еще до того, как их стали производить живые существа (рис. 5—11)¹.

Без ответа остался вопрос: могли ли условия, которые предполагает Фокс, существовать на Земле в ранний период? Хотя Земля медленно охлаждалась, ее

поверхность долго еще оставалась горячей. Дожди, которые переносили аминокислоты из атмосферы на поверхность Земли, стали выпадать реже.

57

В период между дождями вода могла испаряться, а аминокислоты могли оставаться на горячей скалистой поверхности. В этих условиях аминокислоты могли соединяться друг с другом, причем образующиеся молекулы воды могли испаряться. Так могло образовываться большое количество различных новых органических соединений. Вновь образовавшиеся органические соединения, по-видимому, смывались последующими дождями в океаны.

Таким образом, мы можем теперь представить себе те довольно сложные органические молекулы, которые попадали в теплые воды океанов того времени. Далее мы можем предположить, что следующим этапом в эволюции жизни должно было быть дальнейшее соединение молекул с образованием того, что А. И. Опарин и Д. Холдейн называли «питательным бульоном».

● Возникло предположение о том (предположение 2), что химические связи в молекулах простых газов в атмосфере Земли в ранний период ее существования могли быть разорваны и атомы могли соединяться, образуя бо-

¹ Рисунки: 5—11, 5—12, 6—2 и таблица 5—1 даны по материалам Т. Н. Ереиновой. (Прим. ред.)

лее сложные молекулы аминокислот¹. В свою очередь эти молекулы аминокислот могли образовать пептидные связи с другими аминокислотами и, таким образом, положить начало длительной, медленной эволюции жизни. В опыте, подтверждающем это предположение, Миллер получил аминокислоты при пропускании метана, аммиака, водяного пара и водорода через прибор, в котором в качестве источника энергии использовали тепло и электрический разряд. Во втором опыте Фокс нагревал несколько аминокислот и нашел, что некоторые из аминокислот, соединяясь, образовывали белковоподобные молекулы.

◆ Проверьте себя

- 58 1. Какие источники энергии могли вызвать изменения в химических связях молекул газа в атмосфере Земли в ранний период ее существования? 2. Что такое органическое соединение? 3. Какова структура аминокислоты? 4. Каким образом молекулы аминокислот соединяются, образуя очень сложные молекулы? 5. В чем сходство результатов опытов, проведенных Миллером и Фоксом? 6. Если эти опыты не подтвердили гетеротрофной гипотезы, то в чем же их ценность? 7. Почему считают, что в атмосфере примитивной Земли непрерывно бушевали грозы с сильными дождями и молниями? 8. Почему в атмосфере Земли в ранний период ее существования водяного пара было больше, чем теперь?

Органические соединения в океанах Земли в ранний период ее существования

5—12. Скопления органических молекул. Если аминокислоты и белки образовались на Земле еще до возникновения жизни, то, вероятно, они были распределены во всех океанах в ранний период существования нашей планеты. Каким образом соединялись эти вещества, образуя еще более сложные структуры? Отвечая на этот вопрос, Опарин обращает внимание на особую группу капелек, называемых коацерватными. Это слово происходит от латинского coacervare, что означает «образовывать скопление». Само явление образования таких капелек носит назва-

ние **коацервации**. Коацервация была изучена голландским профессором Бунгенбергом де Йонгом в 1920—1930-х годах.

Коацерваты — скопления белков или белковоподобных веществ, которые собираются вместе в маленькие капельки в жидкой среде. Зная, что белки скапливаются, мы можем сделать предположение о возникновении гетеротрофов.

Предположение 4. Различные виды сложных органических молекул, возможно белков, группируются в маленькие капли, напоминающие коацерваты.

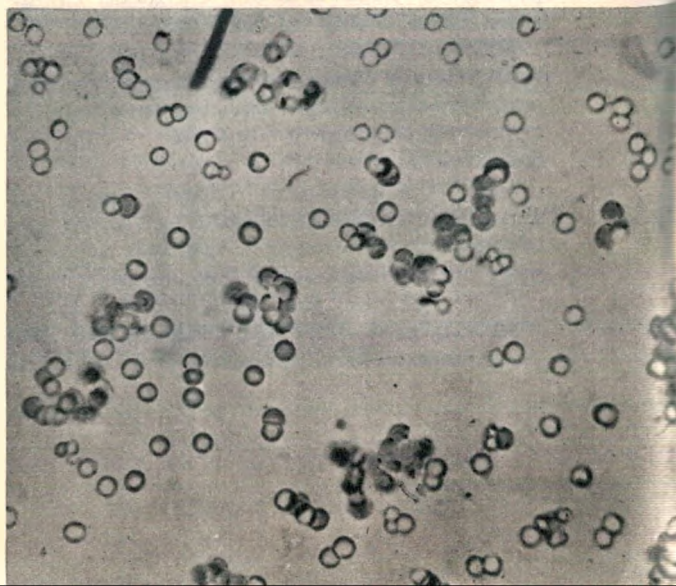
Чтобы ознакомиться с особенностями коацерватов, надо вспомнить о заряженных электричеством атомах, называемых ионами. При отрыве электрона от одного атома и присоединении его к другому каждый из атомов становится заряженным (один — положительно, другой — отрицательно). Каждый такой заряженный атом называется ионом. Точно так же при отрыве электрона от одной молекулы и присоединении его к другой обе молекулы становятся электрически заряженными, т. е. ионизируются.

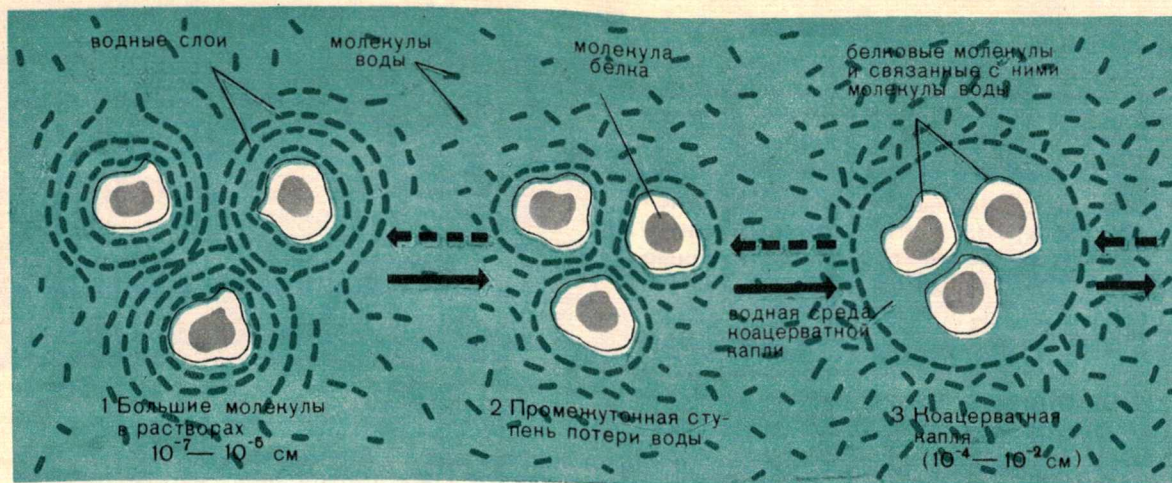
При растворении белков в воде часть молекул белка ионизируется. Затем, как показано на схеме (рис. 5—12), такие молекулы объединяются друг с другом и теряют часть воды, в результате чего возникают коацерватные капли.

В настоящее время известно свыше 200 разнообразных по составу коацерватных капелек. Их размеры и масса такие же, как и у клеток живых организмов, что видно из таблицы (5—1).

5—11. Микросферы состоят из белковоподобных веществ, полученных из аминокислот.

¹ Синтез аминокислот был возможен также за счет цианистых соединений ($\text{HC} \equiv \text{N}$) и воды. Это было доказано советским биохимиком Алексеем Николаевичем Бахом в 1936 г. (Прим. ред.)





5—12. Образование коацерватной капли.

Если считать океан колыбелью зарождавшейся жизни, то одним из обязательных условий ее возникновения было объединение молекул и обособление их от окружающей воды в определенном замкнутом пространстве. Возможно, на начальном этапе это произошло в форме коацерватных капель. Для их образования достаточно 0,01—0,001% веществ. Предполагается, что в первичном океане количество органических соединений значительно превышало предел коацервации.

А. И. Опарин считает, что явление коацервации особенно интересно потому, что в процессе эволюции органических веществ должен иметь место процесс концентрации высокомолекулярных соединений (гигантских молекул), в особенности протеиноподобных веществ, растворенных в гидросфере (океанах).

Таблица 5—1

Содержание и концентрация массы веществ в различных объектах

Объект	Диаметр (в см)	Концентрация сухой массы (в %)	Сухая масса (в г)
Микроплазма	$2,5 \cdot 10^{-5}$	—	—
Бактерии	$2,5 \cdot 10^{-4}$	25—30	$2,5 \cdot 10^{-12}$
Клетки млекопитающих	$2,5 \cdot 10^{-3}$	10—25	$2,1 \cdot 10^{-9}$
Амеба	$1 \cdot 10^{-2}$	10—15	$7,8 \cdot 10^{-8}$
Коацерватные капли	$2,42 \cdot 10^{-4}$ $-1,01 \cdot 10^{-2}$	7—34	$2,5 \cdot 10^{-12}$ $-3,5 \cdot 10^{-8}$

5—13. Диффузия. Конечно, большая часть этих белковых капель существовала короткое время. Однако возможно, что некоторые из них не распадались, а, наоборот, увеличивались и усложнялись благодаря процессу диффузии и синтезу новых соединений внутри капель и поглощению веществ из окружающей среды.

Диффузия — это движение атомов и молекул из области, в которой имеется большее количество молекул, в область, в которой их меньше. Это движение является результатом их кинетической энергии, которая приводит к случайному непрерывному движению и соударению частиц.

Понимание процесса диффузии поможет нам представить картину развития органических соединений и коацерватов в океанах Земли в ранний период ее существования. Кинетическая энергия частиц должна была привести их к диффузии. В результате диффузии маленькие органические молекулы могли сталкиваться с коацерватами и прилипать к их внешней поверхности. Эти частицы, вероятно, в конце концов становились частью коацервата. С некоторой уверенностью можно сказать, что они скапливались, образуя крупные и очень сложные органические молекулы. Химики-органики выяснили, что большие органические молекулы при соударении слипаются и образуют скопления (рис. 5—13).

Возможно, что определенные комбинации молекул в пределах коацерватов оказались более устойчивыми по сравнению с другими. Одни коацерваты выжили, другие — нет. В итоге определенные комбинации молекул могли привести к возникновению в коацерватной капле реакции с высвобождением энергии, что способствовало сохранению устойчивости этой капли. Однако эти реакции могли протекать очень медленно. На эволюцию простейших живых систем могло уйти много времени.

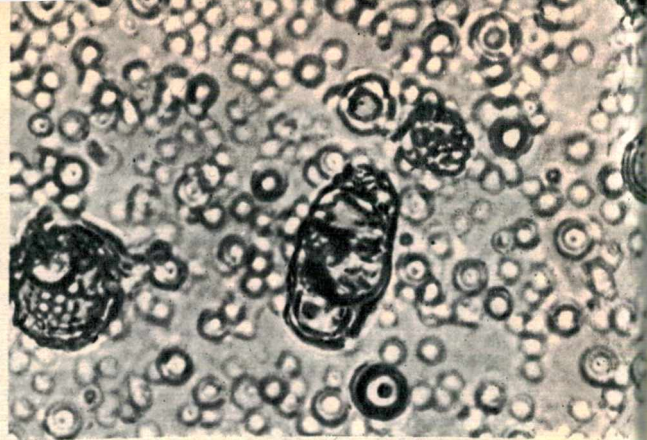
5—14. Сущность жизни. Биолог окажется до некоторой степени в затруднительном положении, если его попросят дать определение жизни. Конечно, легко сказать, что корова — это живое, а камень — неживое. То же самое различие можно сделать между амебой и коацерватом. Но когда биолог пытается установить систему классификации живых и неживых существ, он попадает в затруднительное положение (рис. 5—14).

60

Вы, должно быть, помните из главы 2, что некоторые организмы, как растительные, так и животные, трудно классифицировать. Они, по-видимому, обладают свойствами, присущими обеим группам. Теория эволюции помогает понять нам, откуда взялись организмы, которые представляют собой промежуточные формы между животными и растениями.

Точно так же гетеротрофная гипотеза помогает нам понять, почему так трудно найти границу между живым и неживым. Было бы логично предположить (и это соответствовало бы гетеротрофной гипотезе), что вряд ли имеется резкая граница между живым и неживым. В самом деле, существует «спектр» по порядку усложнения — от атома до простой молекулы, а затем до сложных белков и, наконец, до живых организмов, популяций, обществ и сообществ.

Интересны в этом отношении вирусы. Некоторые из них могут кристаллизоваться и находиться в таком состоянии неопределенно долгое время, не теряя в то же время своих свойств. По-видимому, вирусы не нуждаются в пище как в источнике энергии и в то же время они могут размножаться. Можно ли отнести вирус к живому? По поводу этой проблемы английский биохимик Н. Пири говорил, что обнаруженные и изучаемые системы нельзя отнести ни к живому, ни к мертво-

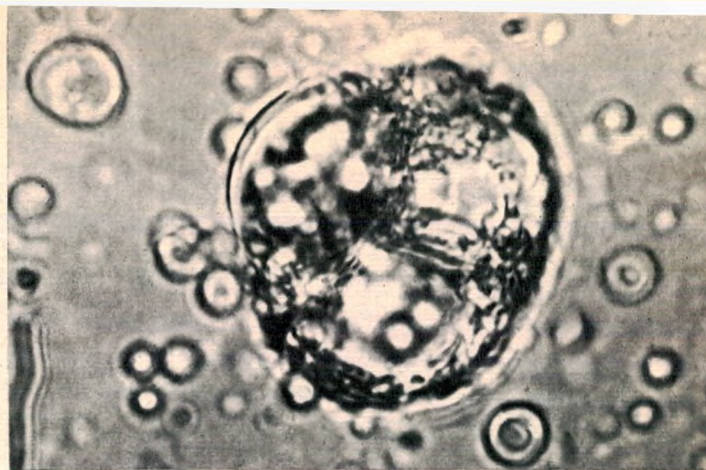
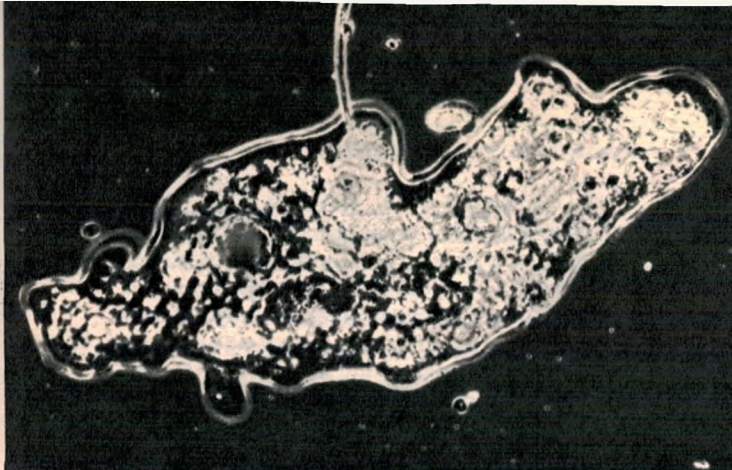


5—13. Коацерваты, в которых адсорбированы пылевые зерна.

му. Но Пири подчеркивал необходимость дать определение этим терминам или же вообще не использовать их, а попытаться найти новые определения.

Пока нет такой биологической комиссии, которая бы решила дать определение жизни. В настоящее время у нас пока еще нет возможности найти путь для разрешения того, насколько сложной должна быть система, чтобы ее уже можно было назвать живой. Разница между коровой и камнем, по-видимому, очевидна каждому. Разница между простейшим живым организмом и более сложной неживой системой не так очевидна.

● «Питательный бульон» появился в результате накопления органических молекул в океанах Земли в ранний период ее существования. Благодаря процессу диффузии некоторые из этих органических молекул должны были сталкиваться друг с другом. В некоторых случаях взаимодействие между молекулами приводило к образованию ионов. Образование ионов происходит почти во всех химических реакциях. Ионы возникают, например, при образовании коацерватов. Возможно, благодаря процессу коацервации могла происходить концентрация органических веществ в первичных океанах. Самый примитивный организм, возможно, был сложным коацерватом, в котором протекало несколько простых химических реакций. Биологи всегда считали очень трудным дать определение термину «жизнь». Это объясняется тем, что очень трудно провести грань между самой сложной молекулой и простейшим организмом.



5—14. Хотя амeba (с л е в а) гораздо сложнее, чем коацерватная капля (с п р а в а), между ними существует внешнее сходство.

◆ Проверьте себя

1. Какова роль ионов при образовании коацерватов? 2. Какие предположения ученых касаются образования коацерватов? 3. Что такое диффузия? Как она способствует процессу образования коацервата? 4. Почему ученые считают, что эволюция первых живых существ протекала в течение длительного времени? 5. Почему так трудно провести грань между живым и неживым? 6. Согласуются ли с теорией эволюции постепенный переход от неживого к живому?

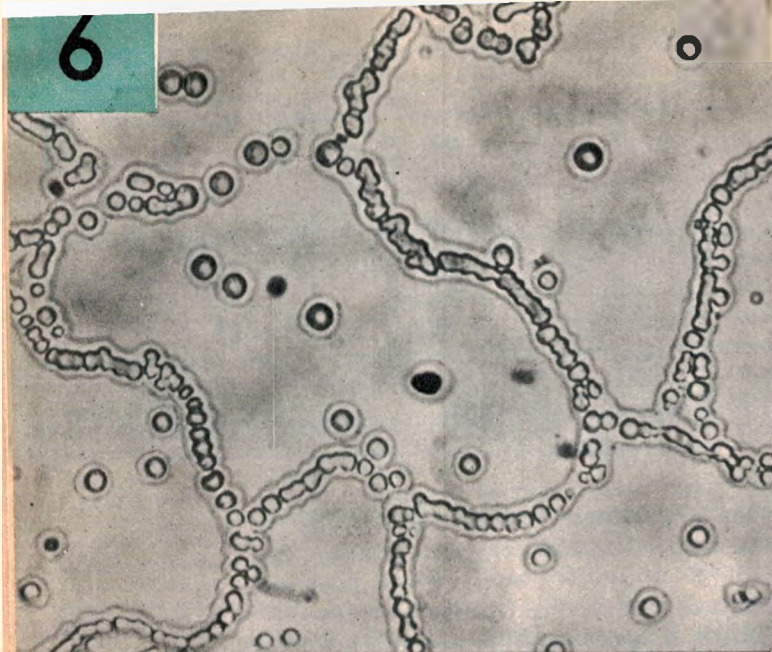
КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Предполагают, что возраст Земли насчитывает по крайней мере 6 миллиардов лет. Вероятно, наша планета образовалась из миллиардов крошечных твердых частичек, находившихся внутри громадного облака космической пыли. Согласно предположениям гетеротрофной гипотезы, происхождению жизни предшествовал целый ряд последовательных событий. В атмосфере Земли в ранний период ее существования содержались водород, водяной пар, метан и аммиак. Благодаря действию электрической энергии, тепла и ультрафиолетового света эти вещества соединялись, образуя более сложные мо-

лекулы, такие, как аминокислоты. Эти сложные органические вещества вместе с дождем выпадали в океаны, где они накапливались в течение миллионов лет.

Процесс диффузии способствовал столкновению органических веществ друг с другом. В результате таких столкновений эти вещества образовали белки и другие сложные соединения. В итоге белки и другие сложные молекулы стали концентрироваться в маленькие капельки, подобные коацерватам. Момент, в который сложная молекулярная система могла стать «живой» молекулярной системой, определить невозможно.

Приведенная выше последовательность событий, по-видимому, приемлема в свете современного понимания природы атомов и молекул. Исходя из теории Дальтона, ученые считают, что атомы — это крошечные системы, имеющие электрические заряды. Соединяясь, атомы образуют молекулы, которые удерживаются вместе благодаря электрической энергии химических связей. Опыты Миллера и Фокса указывают на то, что разрыв химических связей молекул простых газов мог привести к образованию более сложных органических молекул.



Белковоподобные вещества при осаждении образуют структуры, напоминающие расположение клеток в морских водорослях.

*

62

Химическая энергия, необходимая для жизни

В эволюции коацерватов, возможно, использовались такие виды энергии, как тепло, ультрафиолетовый свет и электрическая энергия. Благодаря их действию могли разрываться химические связи между атомами простых газов в атмосфере примитивной планеты. Затем атомы могли рекомбинировать, образуя аминокислоты и другие органические молекулы. Далее некоторые органические молекулы в океане могли собираться в группы, образуя коацерваты. В этой главе будет рассмотрен еще один источник энергии, который, возможно, впоследствии стал использоваться в коацерватах, — это энергия связей органических молекул. Использование этого источника энергии привело к усложнению коацерватов. В итоге они могли развиваться до живых организмов.

Коацерваты и энергия

6—1. Организация и энергия. Пока еще нет возможности определить, когда, если это вообще было, коацерваты развились до простых одноклеточных организмов, неспособных синтезировать пищу. В одном мы можем быть уверены — молекулы в каплях коацервата во много раз более высокоорганизованы, чем отдельные органические молекулы в окружающем океане. Молекулы в каждом коацервате содержались в пределах ограниченного пространства, и это ограничение пространства уже само по себе представляло усложнение организации.

Если у вас есть своя собственная комната в квартире, то вы уже много знаете о проблеме организации и энергии. Должно быть, у комнаты есть тенденция к беспорядку. Когда вы снимаете одежду, то она с трудом попадает на свое место в шкафу. Кровать не заправляется сама. Может накапливаться пыль. По всей комнате, на полу, под кроватью и т. д., могут быть разбросаны игрушки, книги и инструменты. Вы знаете, как много энергии вы должны затратить, чтобы привести комнату в порядок или постоянно поддерживать его. Другими словами, вы должны затратить энергию для того, чтобы организовать порядок в вашей комнате.

Важная вещь, которую необходимо усвоить, заключается в том, что организованная система любого вида требует для своего поддержания затраты энергии. Любой живой организм является системой молекул, организованных в определенные структуры. Чем более организована система, тем больше энергии в ней заложено. Для поддержания организации необходим постоянный приток энергии извне, иначе система может разрушиться и ее молекулы распадутся.

Первые коацерваты были «организациями» молекул. Для поддержания в них «порядка» необходима была энергия, которая нужна также и для повышения уровня порядка. Появление жизни должно было означать возникновение еще более высокого уровня организации. В общем, чем дальше развивалась жизнь, тем более высокоорганизованной она становилась.

Человек является примером чрезвычайно сложной, высокоорганизованной системы молекул.

Современный писатель А. Хаксли, внук известного Т. Х. Хаксли, друга и сторонника Чарлза Дарвина, говорил, что разница между кусочком камня и атомом в том, что атом является высокоорганизованной системой, в то время как камень нет (рис. 6—1). Атом является образцом, молекула является образцом и кристалл является образцом, но камень, хотя и состоит из этих образцов, всего лишь беспорядочный набор этих образцов. Только тогда, когда появляется жизнь, вы начинаете улавливать организацию в больших масштабах. А. Хаксли подчеркивал, что для существования жизни необходимы и атомы, и молекулы, и кристаллы, но, вместо беспорядка (как, например, в случае камня), она комбинирует их в новые и более тщательно разработанные структуры.

6—2. Источник энергии для коацерватов. Развитие коацерватов подобной системы нуждалось, очевидно, в контролируемом и постоянном источнике энергии для создания больших сложных молекул, превращения этих молекул в структурированные системы, поддержания их организации. Что было источником энергии? Как ультрафиолетовое излучение, так и молнии несут большое количество энергии. Но, вероятно, такое большое и неконтролируемое количество энергии должно было бы скорее разрушить коацерваты, чем совершенствовать и повышать уровень их организации. Однако если коацерваты продолжали существовать, то, должно быть, имелся более постоянный и устойчивый источник энергии (рис. 6—2).

Мы предположили, что в течение миллионов лет до появления жизни в примитивных океанах накопилось огромное число органических молекул. Эти моле-

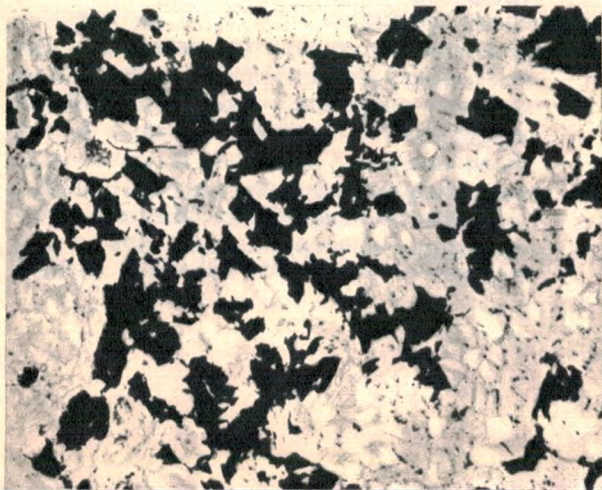
кулы образовывались в течение длительного периода времени благодаря поглощению энергии, вероятно, в виде ультрафиолетового излучения, световой и электрической энергии, молний или тепла. Опыты Миллера и Фокса, описанные в главе 5, указывают на то, что это предположение вполне разумно. Таким образом, все эти виды энергии могли превращаться в энергию химических связей органических молекул. Это означало бы, что органические молекулы в примитивных океанах представляли собой огромный резервуар химической энергии.

Предположение 5. Со временем некоторые коацерватоподобные системы начали использовать энергию химических связей органических молекул для того, чтобы развивать, поддерживать и совершенствовать свою молекулярную организацию.

Развитие коацерватов должно было сопровождаться освобождением и использованием энергии химических связей аминокислот и других органических молекул. Возможно, что впоследствии эта энергия использовалась для создания комбинаций других молекул. Например, некоторые аминокислоты могли разрушиться, и энергия их химических связей была использована для связывания других аминокислот в более сложные молекулы. Таким образом, одни органические молекулы служили источником энергии, а другие — строительным материалом для новых молекул. Благодаря этому могли образоваться большие и более сложные молекулы, которые похожи на молекулы, входящие в состав современных организмов. Эти новые сложные мо-

63

6—1. Случайное расположение кристаллов в граните (слева) — пример беспорядочной структуры в сравнении с высокоорганизованной структурой поперечнополосатой мышцы личинки саламандры (справа).



лекулы, видимо, представляли собой самую высокую степень организации за весь период развития коацерватов.

6—3. Высвобождение энергии из химических связей. Энергия, накопленная в химических связях органических молекул, не может высвободиться, если связи не изменятся каким-либо образом. При любой химической реакции вещества взаимодействуют друг с другом, разрушаются старые связи и образуются новые. Продукты реакции содержат те же число и набор атомов, что и исходные вещества, но атомы соединены иначе.

Новые химические связи будут обладать большей или меньшей энергией, чем прежние связи. Если новые связи обладают большей энергией, то дополнительная энергия получается за счет окружающей среды. И напротив, если новые связи обладают меньшей энергией, чем прежние связи, то часть энергии высвобождалась в окружающую среду благодаря реакции. Примером высвобождения энергии может быть реакция взрыва при взаимодействии водорода и кислорода с образованием воды. При этом высвобождается как тепловая, так и световая энергия.

Химики разработали мысленную картину, или гипотезу, пути, по которому, как они считают, идут химические реакции. Эта гипотеза, описанная в следующих нескольких разделах, пытается учесть известные данные о химических реакциях.

Вы помните, что химические реакции происходят в результате столкновения молекул. Для того чтобы столкновение было эффективным и привело к химической реакции, необходима энергия, называемая энергией активации. Чтобы началась реакция, часто необходим внешний источник энергии. Например, молекулы водорода и кислорода могут находиться в смеси, не реагируя друг с другом, но взаимодействие тотчас же начнется, если поднести горящую спичку. В тех реакциях, где высвобождается энергия химических связей, некоторая часть энергии будет служить энергией активации для других молекул. Эта реакция будет продолжаться до тех пор, пока в систему поступают реагирующие молекулы. В результате взаимодействия водорода с кислородом выделяется большое количество энергии, которой вполне достаточно, чтобы эти два вещества реагировали друг с другом.

Иногда вполне достаточно нагревания смеси веществ, чтобы энергия молекул достигла уровня энергии активации. Но избыток тепла может быть вреден для коацерватов, ибо при этом могут возникнуть реакции, которые ведут к разрушению коацерватов. Однако существует способ увеличения скорости реакции, не приводящий к гибели коацерватов. В присутствии определенных химических соединений, называемых **катализаторами**, молекулы могут взаимодействовать без увеличения температуры. Катализаторы как бы снижают энергию активации. Такие соединения могут, например, притягивать одну или две реагирующие молекулы и сближать их настолько, что они начнут реагировать. Очень вероятно, что для начала реакции необходим контакт молекул. Таким образом, катализаторы способны ускорить реакции, идущие медленно при небольших температурах. Катализаторы влияют на скорость реакции, кроме того, они включаются в нее, совершенно не изменяясь при этом. Так как катализаторы не расходуются во время реакции, то их можно использовать много раз.

Известно каталитическое действие двуокиси марганца (MnO_2) на перекись водорода (H_2O_2). При комнатной температуре кислород медленно выделяется из перекиси водорода. Однако если добавить двуокиси марганца, кислород начнет выделяться очень быстро. Двуокись марганца является катализатором этой реакции. Она может восстановиться после реакции и потом вновь использоваться много раз. Она эффективна в чрезвычайно малых количествах; это еще одно важное свойство катализаторов.

Некоторые катализаторы, вероятно, присутствовали в первых коацерватах. Со временем большая часть катализаторов могла усовершенствоваться и стать частью первых живых систем, которые, по нашему предположению, были гетеротрофами.

● Если коацерваты развились до примитивных гетеротрофов, то для получения сложных молекул, создания структуры и ее поддержания нужна была энергия. Прямое использование энергии ультрафиолетового излучения и молний должно было бы привести к разрушению организационной струк-



6—2. Последовательность событий, которые могли привести к образованию коацерватов и белковоподобных веществ.

туры коацерватов. Однако большое количество этой энергии накопилось в связях органических молекул. Она могла стать доступной коацерватам благодаря химическим реакциям. Снижая энергию активации химических реакций, некоторые вещества, называемые катализаторами, поддерживают протекание реакций, не требуя повышения температуры. Вероятно, катализаторы стали частью коацерватов с самого начала их эволюции.

◆ Проверьте себя

1. При каких условиях окружающая среда может получать энергию в результате химической реакции? 2. При каких условиях окружающая среда отдает энергию для протекания химической реакции? 3. Что такое энергия активации? 4. Что такое катализаторы? В чем заключаются их необычные свойства? 5. Какие вам известны две возможности ускорения химической реакции?

Освобождение энергии примитивными гетеротрофами

6—4. Катализаторы в живых организмах. Большинство химических реакций в организмах, протекающих в настоящее время, происходит в довольно узком интервале температур, но в этом интервале температур энергии активации недостаточно для «запуска» большей части реакций. Биологи обнаружили, что почти все химические реакции в живых системах происходят под влиянием катализаторов.

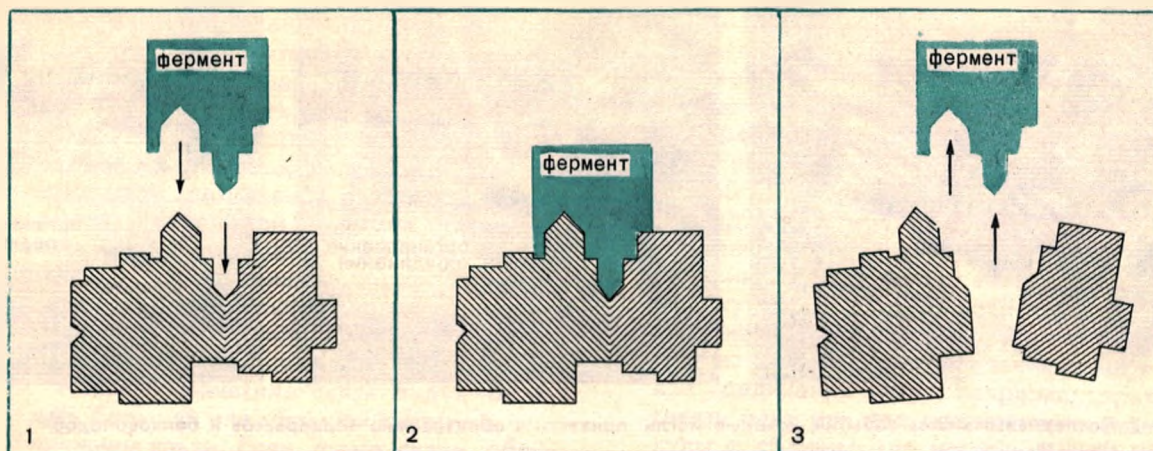
Ряд неорганических веществ, включая воду, могут действовать как катализаторы, ускоряющие химические реакции. Однако недавние исследования показали,

что почти все химические реакции, идущие в организме в настоящее время, катализируются органическими молекулами. Органические молекулы, которые являются катализаторами, называются ферментами (энзимами).

В живых организмах существует большое количество различного рода ферментов. Во всех изученных до сих пор ферментах большую часть составляют молекулы белка. Кроме того, к белку может присоединяться небелковая структура. Эта вторая часть молекулы взаимодействует с белковой частью, катализируя химические реакции. Небелковые части ряда ферментов образованы витаминами, особенно витамином В. Витамины и белковые части этих ферментов вместе катализируют определенные реакции. Ферменты не могут функционировать в отсутствие витаминов. Это и объясняет, почему витамины так необходимы в нашем питании.

Важным биологическим открытием был тот факт, что ферменты не утрачивают своих функций после выделения из организма. Трудно быть уверенным в том, что в организме происходит специфическая реакция. Гораздо проще изучать реакцию, если в пробирку поместить фермент и неживое вещество, на которое он действует. Таким путем можно изучить реакции в отсутствие всех других химических реакций, которые обычно идут в норме.

Фермент каталаза обнаружен почти во всех живых существах. Он является примером фермента, который состоит из белковой части и другой части, действующих вместе. Белковая часть каталазы



6—3. Диаграмма, показывающая, как структура молекул может быть связана с действием фермента: 1 — фермент приближается к сложной молекуле; 2 — структура фермента соответствует специфической части молекулы; 3 — удаление фермента, после того как молекула разделилась; фермент может быть использован снова и снова.

68

присоединена к гем. Гем — это железо-содержащее вещество, которое окрашивает гемоглобин крови в красный цвет. Гем может присоединяться к другим белкам и ферментам. Но только тогда, когда гем связывается с определенным белком, находящимся в каталазе, он способен катализировать реакции перекиси водорода.

Ферменты, в отличие от неорганических катализаторов, катализируют какую-либо одну определенную химическую реакцию. Молекулярная структура и форма каждого фермента, очевидно, определяет, какую реакцию он катализирует, так как фермент может притягивать и удерживать только специфические молекулы. Другими словами, функция фермента определяется его химической структурой.

Для того чтобы действовать эффективно, фермент должен участвовать в химической реакции временно. Очевидно, что первым этапом такой реакции является взаимодействие фермента с молекулой, которая может вступать в реакцию. Благодаря такому взаимодействию реагирующие молекулы подвергаются химическим изменениям довольно быстро. Необходимо лишь небольшая энергия активации. После окончания реакции вновь образованные молекулы отделяются от фермента, оставляя его в том же виде, что и до начала реакции (рис. 6—3).

Другим свойством реакций, катализируемых ферментами, является то, что они

обратимы. С помощью ферментов две реагирующие молекулы можно соединить в одну молекулу или, наоборот, одну молекулу разделить на две меньшие молекулы.

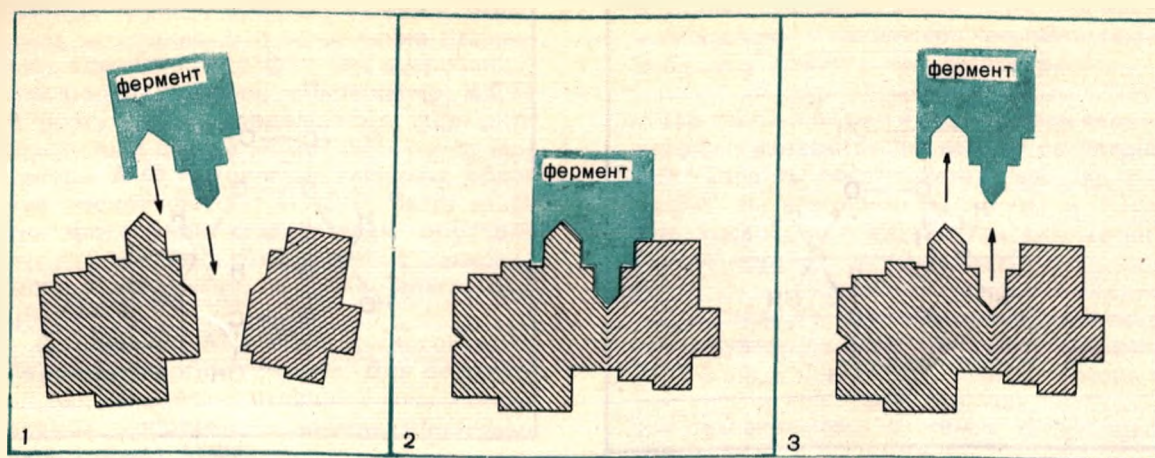
Другими словами, реакция может идти в любом направлении, и потому при определенных условиях она может быть обратима (рис. 6—4).

Исследуя свойства ферментов, вы можете увидеть, что в узких пределах температуры ферментативные реакции идут быстрее при больших температурах. Однако выше определенной температуры ферменты сами разрушаются, как и все белки. В лаборатории вы можете также наблюдать, что ферментативная активность изменяется в зависимости от кислотности раствора.

6—5. Сырье для реакций, идущих с высвобождением энергии. Современные организмы используют в качестве сырья для реакций с высвобождением энергии химические вещества, называемые углеводами.

Углеводы — это химические соединения, состоящие из углерода, водорода и кислорода. Они синтезируются живыми организмами.

Сахара — это углеводы, широко используемые в настоящее время организмом в качестве источника энергии. Мы вправе спросить: могли ли сахара быть использованы первыми живыми организмами? Они могли быть использованы только в том случае, если сахара или сходные со-



6—4. Фермент может соединить две молекулы в результате процесса, обратного процессу разложения, показанному на рисунке 6—3: 1—фермент приближается к молекулам; 2—фермент соединяет молекулы; 3—удаление фермента, после того как молекулы соединены; фермент может быть использован снова и снова.

единения могли быть образованы вне живых организмов.

Чтобы найти ответ на этот вопрос, Мелвин Кальвин из Калифорнийского университета в Беркли провел опыты, аналогичные тем, которые были сделаны Миллером и Фоксом. Кальвин использовал излучение с высокой энергией для бомбардировки газов, которые, как предполагалось, должны были присутствовать в примитивной атмосфере Земли. Кальвин обнаружил, что среди вновь образовавшихся молекул были и сахара. Его опыты свидетельствуют о том, что в примитивной атмосфере Земли могли образовываться молекулы сахаров.

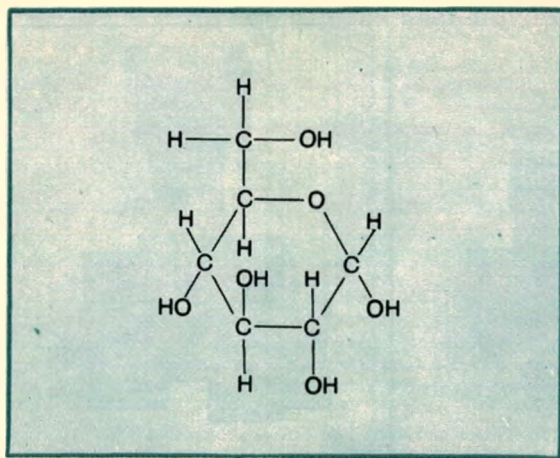
Глюкоза — это моносахарид, один из простейших углеводов. Молекула глюкозы состоит из шести атомов углерода, двенадцати атомов водорода и шести атомов кислорода ($C_6H_{12}O_6$). Ее структура показана на рисунке 6—5. Заметьте, что у глюкозы атомы водорода и кислорода находятся в той же пропорции, что и у воды (H_2O), т. е. в каждой молекуле глюкозы на два атома водорода приходится один атом кислорода. Эта пропорция сохраняется и у других углеводов, а отсюда идет наименование (углерод и вода). Стало общепринятым записывать углеводы в виде следующих символов — $(CH_2O)_n$.

С помощью ферментов глюкоза и сходные с ней сахара могут соединяться, образуя более сложные углеводы. Например, комбинация глюкозы и фруктозы (другого простого сахара) образует саха-

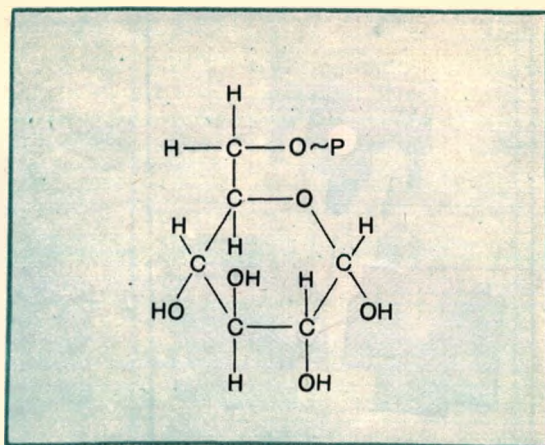
розу, т. е. обычный столовый сахар. Цепочка из молекул глюкозы, соединенных вместе в различных сочетаниях, образует молекулы крахмала или другие сложные углеводы. Так как структура глюкозы проста, то, вероятно, она была одним из тех сахаров, которые образовались самопроизвольно из существовавших газов в примитивной атмосфере Земли. Молекулы глюкозы могли находиться в первобытных океанах, где их могли использовать гетеротрофы в процессе своего развития. Таким образом, химические связи молекул глюкозы могли служить источником энергии для вновь образовавшихся организмов.

6—6. Другой возможный путь активации реакций. Ферменты имеют очень важное значение для живых существ: благодаря им возможно протекание химических реакций в узком интервале невысоких температур. Снижая уровень потребной энергии активации, ферменты делают реакции более вероятными и таким образом увеличивают их скорость.

Почти все биологические реакции катализируются ферментами. Однако в некоторых случаях требуемая энергия активации настолько велика, что протекание реакции вряд ли может быть обеспечено лишь наличием фермента. Связи между атомами некоторых молекул настолько сильны, что для их разрыва требуется большое количество энергии. Связи между атомами в молекуле глюкозы как раз относятся к такому типу. Однако организ-



6—5. Структурная формула глюкозы.



6—6. Структурная формула глюкозофосфата.

мы выработали другой способ, обеспечивающий протекание реакций. Этот способ заключается в том, что к молекуле типа глюкозы присоединяется дополнительно одна или несколько фосфатных групп.

Фосфаты — это простые химические соединения, содержащие фосфор, кислород и водород. Без такой добавочной фосфатной группы вещество типа глюкозы с трудом реагирует с другими веществами, но, превращаясь в глюкозофосфат, получает энергию, достаточную для осуществления нескольких реакций. Присутствие фосфатной группы, по-видимому, изменяет некоторые связи в молекуле глюкозы, за счет чего энергия активации их разрыва, снижается. В том случае, когда фермент вызывает дополнительное снижение энергии активации в глюкозофосфате, могут произойти последующие химические реакции. Как показано на рисунке 6—6, структура молекулы глюкозы не очень сильно изменяется при добавлении фосфата. Отличие состоит лишь в том, что фосфатная форма приобретает дополнительную энергию. В структурных формулах фосфатные группы чаще всего изображаются в виде символа PO_3 .

Для присоединения фосфата к глюкозе или к другим соединениям требуется энергия. Одним из важных этапов в происхождении жизни было развитие способа обеспечения этой энергией. В современных организмах источником энергии и фосфата является химическое соединение, известное под названием **аденозин-**

трифосфат, или аденозинтрифосфорная кислота, обычно в сокращенном виде **АТФ** (рис. 6—7).

Могла ли АТФ быть пригодной для примитивных гетеротрофов? АТФ содержит аденин (азотсодержащее органическое соединение), рибозу (5-углеродный сахар) и три фосфатные группы. Опыты указывают на то, что органические соединения могли образоваться самопроизвольно на древней Земле. Вероятно, фосфаты присутствовали в земной коре и некоторые, возможно, растворились в океане. Все элементы, необходимые для образования АТФ, могли быть доступны примитивным организмам.

АТФ — совершенно уникальное по своим свойствам соединение, способное осуществлять перенос фосфатных групп и, кроме того, поставлять энергию, необходимую для переноса. Кроме того, оно уникально по своей способности поставлять энергию для многих других реакций, которые идут в живых организмах. Связи, с помощью которых два фосфата присоединяются к молекуле АТФ, легко рвутся, и при этом освобождается энергия. Количество энергии, выделяемое при этом, гораздо больше по сравнению с другими фосфатными соединениями. Поэтому эти связи называют богатыми энергией фосфатными связями.

На схеме фосфатные связи изображаются в виде знака, чтобы отличить их от других связей.

При отрыве одной из трех фосфатных групп в молекуле АТФ остаются две фос-

фатные группы, прикрепленные к молекуле аденозина. Это соединение называется **аденозиндифосфат**, или аденозиндифосфорная кислота, сокращенно **АДФ**. В присутствии определенного фермента фосфатная группа может перейти от молекулы АТФ к молекуле глюкозы, образуя глюкозофосфат и АДФ. Часть энергии фосфатной связи, таким образом, передается глюкозе. Перенос энергии можно изобразить в виде диаграммы (рис. 6—8).

В отличие от АТФ АДФ не способна передавать энергию глюкозе. Для осуществления химических реакций в живых организмах непрерывно должна образовываться новая АТФ.

6—7. АТФ, ферменты и брожение. У современных живых существ образование новых молекул АТФ из АДФ фосфата проходит через ряд последовательных реакций с высвобождением энергии, катализируемых ферментами. **Брожением** обычно называют последовательный ряд реакций, в которых освобождение энергии из органических молекул происходит в отсутствие кислорода. Так как мы предполагали, что в примитивной атмосфере Земли не было свободного кислорода,

изучение брожения может дать нам ключ к объяснению процессов освобождения энергии у примитивных гетеротрофов.

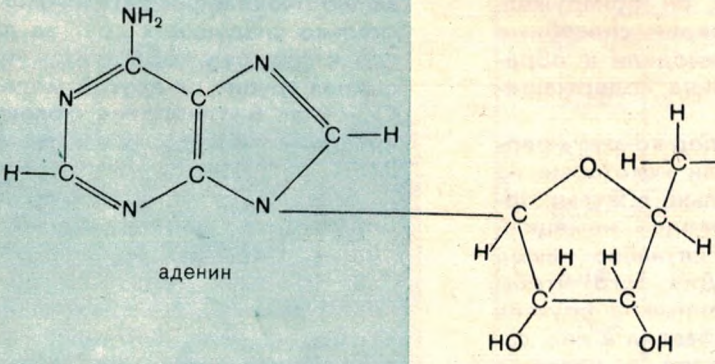
Предположение 6. По мере своего развития гетеротрофы начали регулярно использовать последовательный ряд реакций, включающий ферменты и АТФ, для высвобождения энергии химических связей органических молекул.

В настоящее время процесс брожения осуществляется многими простейшими. Кроме того, он имеет место у некоторых растений и животных, включая человека. Вы познакомитесь с этим в следующей главе.

Несомненно, что в общих чертах природы брожения была известна еще задолго до того, как появились первые научные сведения об этом. Племена древних кочевников, видимо, уже знали о том, что в определенных условиях молоко может превращаться в твердый или полутвердый продукт — сыр. (Частичное изменение состояния молока происходит в результате сбраживания его определенными бактериями.) Кроме того, столетиями люди сбраживали фруктовые соки с по-

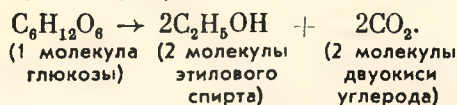
69

6—7. Взаимосвязь названия аденозинтрифосфата с его структурой.

1	 <p>аденин</p> <p>рибоза</p>	3 фосфата
2	А аденозин	Р Р Р 3 фосфата
3	А аденозин	трифосфат

мощью дрожжей, производя алкогольные напитки. Совсем недавно наши представления о биохимических процессах, лежащих в основе жизни, развивались параллельно с нашим пониманием химической природы брожения.

Во второй половине XVIII в. стали развиваться знания о химии. Тогда еще не были отчетливо сформулированы атомная и молекулярная теория. В то время французский ученый, основатель современной химии А. Лавуазье знал, что при брожении глюкозы образуется двуокись углерода и спирт. Немного позднее, в 1810 г., другой ученый, французский химик Луи Гей-Люссак вычислил с помощью химического уравнения относительные количества двуокиси углерода и спирта, которые образуются из глюкозы:



70

XIX век стал свидетелем горячих споров о взаимосвязях между химическими реакциями и живыми организмами. Некоторые ученые считали, что брожение сопровождается деятельностью живых существ и потому его невозможно представить вне живых клеток.

Когда виноделы Франции серьезно встревожились из-за порчи вина, они призвали на помощь Луи Пастера. Пастер выяснил, что брожение, в результате которого образуется вино, связано с жизнедеятельностью дрожжевых клеток (рис. 6—9). Кроме того, он обнаружил, что определенные бактерии, способные вызывать брожение, приводили к образованию уксуса вместо вина, содержащего спирт.

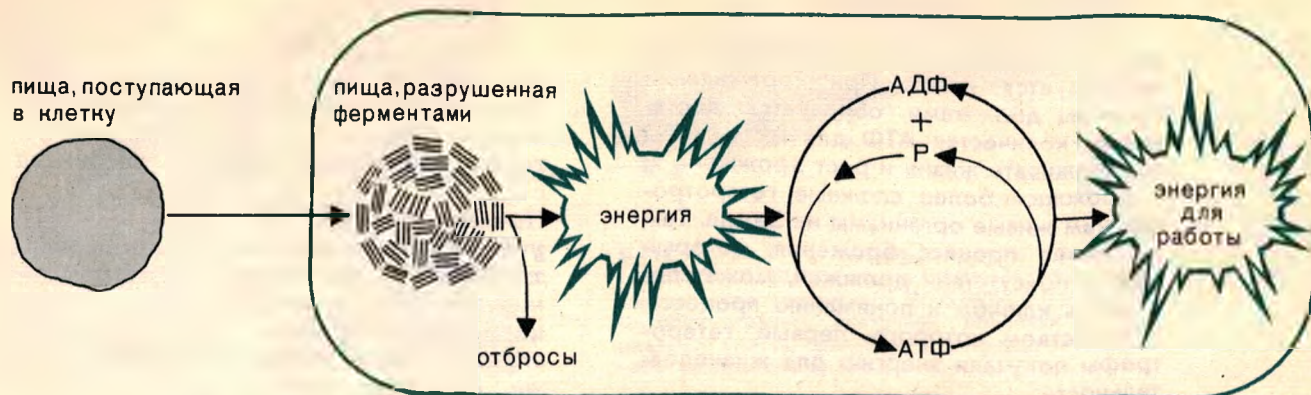
В течение 50 лет шел спор вокруг «ферментов» и того, могли ли некоторые из них функционировать только в живых организмах. В 1897 г. молодой немецкий химик Эдуард Бюхнер случайно нашел ответ на этот вопрос. Для того чтобы предохранить приготовленные из фруктов соки от дрожжей, он добавлял к ним сахар. Использование сахара в качестве консервирующего средства хорошо известно при изготовлении джемов и повидла. В соках не содержалось живых клеток дрожжей, но, к удивлению Бюхнера, они начали сбраживать сахар. Поэтому Бюхнер решил, что соки должны содержать фермент, который вызывает брожение.

В последующих опытах Бюхнер обнаружил, что через час после добавления сахара в смеси начинают образовываться пузырьки двуокиси углерода. Этот процесс длился иногда несколько дней. Оказалось, что дрожжевые ферменты могут катализировать химическую реакцию после их выделения из дрожжей.

Бюхнер считал, что дрожжевой сок содержит один фермент, вызывающий брожение сахара с образованием спирта и двуокиси углерода. В настоящее время известно, что в этом процессе принимает участие много ферментов. Открытие Бюхнера, заключавшееся в том, что ферменты, содержащиеся в дрожжах, могут участвовать в реакциях после гибели дрожжей, имело далеко идущие последствия. В последующем стало возможным выделить и идентифицировать многие индивидуальные ферменты.

Сегодня мы знаем, что дрожжи содержат дюжину или более ферментов, которые участвуют в брожении. Каждый из них катализирует отдельный этап всего процесса брожения.

6—8. Брожение как источник энергии. Отличительной чертой брожения является то, что для получения энергии из органических молекул кислород не используется. Процесс брожения в клетке начинается с того, что от АТФ поступает энергия. Затем следует последовательный ряд реакций (рис. 6—10). На первом этапе брожения глюкозы фермент катализирует реакцию с АТФ. Это приводит к образованию глюкозофосфата и АДФ. Через несколько следующих друг за другом этапов к глюкозе добавляется другая фосфатная группа от другой молекулы АТФ. Основная 6-углеродная молекула глюкозы с присоединенными к ней фосфатами затем распадается на две 3-углеродные молекулы. Однако в процессе этих реакций организм не получает энергии, а, напротив, тратит две молекулы АТФ. Затем идут реакции, которые обеспечивают клетку энергией. В следующей реакции каждая из двух 3-углеродных молекул высвобождает энергию, которая используется для образования молекулы АТФ из АДФ и фосфатной группы. Эта энергия хранится в высокоэнергетических фосфатных связях АТФ. После нескольких незначительных изменений другая такая реакция передает избыток энергии двум другим молекулам АТФ. В конечном итоге



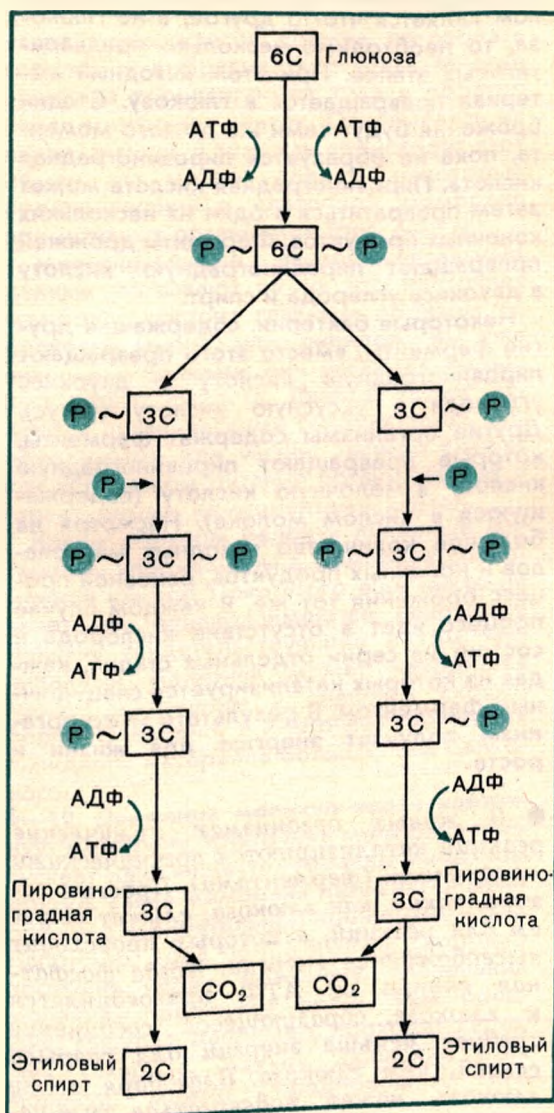
6—8. Эта диаграмма показывает, как АТФ служит временным хранилищем энергии.

образуется пировиноградная кислота, которая затем превращается в спирт и двуокись углерода.

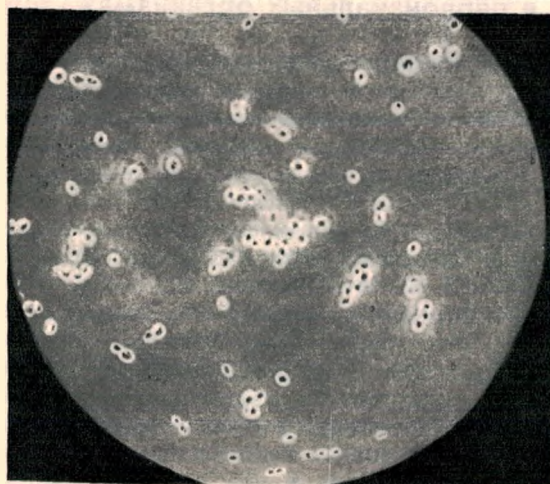
Таким образом, на каждую молекулу глюкозы требуется две молекулы АТФ в начале брожения и образуются четыре молекулы АТФ в процессе брожения. Следовательно, в сумме на каждую молекулу глюкозы образуется две молекулы АТФ. Это означает, что в процессе брожения происходит выделение энергии, накапливаемой в фосфатных связях АТФ. Кроме того, образуются две молекулы двуокиси углерода и две молекулы спирта.

Самым важным преимуществом последовательного ряда изменений в процессе брожения является то, что за один раз переносится очень мало энергии. Количество энергии слишком мало, чтобы организм мог усвоить ее, в то же время

6—10. Некоторые химические реакции в процессе брожения.



6—9. Фотография живых дрожжевых клеток (x 198).



энергия, переданная молекулой АТФ, используется легко. При сбраживании глюкозы дрожжами образуется достаточное количество АТФ для того, чтобы поддерживать жизнь и рост дрожжей.

Дрожжи — более сложные гетеротрофы, чем живые организмы на Земле. Тем не менее процесс брожения, который идет в присутствии дрожжей, может послужить ключом к пониманию процесса, посредством которого первые гетеротрофы получали энергию для жизнедеятельности.

Процесс брожения, который происходит в настоящее время в присутствии других организмов, очень похож на брожение дрожжей. Если исходным материалом является что-то другое, а не глюкоза, то необходимо несколько предварительных этапов. При этом исходный материал превращается в глюкозу. Стадии брожения будут теми же до того момента, пока не образуется пировиноградная кислота. Пировиноградная кислота может затем превратиться в один из нескольких конечных продуктов. Ферменты дрожжей превращают пировиноградную кислоту в двуокись углерода и спирт.

Некоторые бактерии, содержащие другие ферменты, вместо этого превращают пировиноградную кислоту в двуокись углерода и уксусную кислоту (уксус). Другие организмы содержат ферменты, которые превращают пировиноградную кислоту в молочную кислоту (содержащуюся в кислом молоке). Несмотря на большое количество исходных материалов и конечных продуктов, основной процесс брожения тот же. В каждом случае процесс идет в отсутствие кислорода и состоит из серии отдельных стадий, каждая из которых катализируется специфичным ферментом. В результате этого организм получает энергию для жизни и роста.

● В живых организмах химические реакции катализируются органическими молекулами (ферментами). Простые сахара, такие, как глюкоза, служат сырьем для реакций, в которых происходит высвобождение энергии. Когда фосфатная группа от АТФ присоединяется к глюкозе, образующееся соединение требует меньше энергии для разрыва связей, чем глюкоза. Благодаря этому глюкоза может подвергаться химиче-

ским превращениям, которые в противном случае были бы невозможны. Энергия для этих реакций берется из богатых энергией связей, с помощью которых фосфатная группа соединена с АТФ.

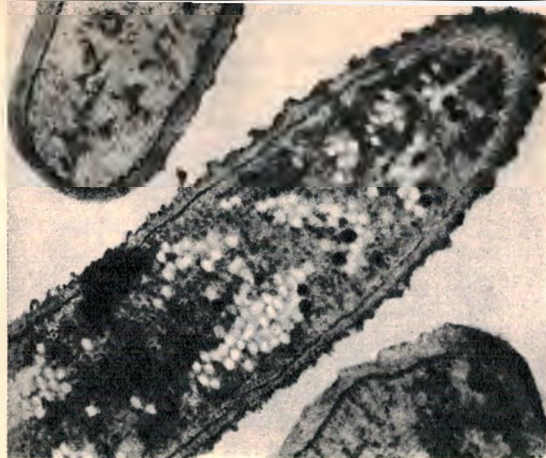
Начиная с работ Пастера и Бюхнера ученые анализировали реакции, происходящие при брожении. При сбраживании глюкозы дрожжами идет ряд реакций. Каждая реакция катализируется определенными дрожжевыми ферментами. Для того чтобы начался процесс брожения, необходимы две молекулы АТФ, в конце процесса образуются четыре молекулы АТФ. Таким образом, накапливается энергия, запасенная в богатых энергией связях двух молекул АТФ. Прimitивные гетеротрофы, возможно, высвобождали энергию для своей жизнедеятельности посредством сбраживания глюкозы.

♦ Проверьте себя

1. В чем ценность открытия того, что ферменты могут функционировать вне организма? 2. Отличаются ли ферменты от катализаторов? Чем? 3. Какое имеется основание для предположения о том, что определенные углеводы могли быть использованы примитивными гетеротрофами? 4. Почему считают, что брожение было наиболее вероятным процессом, который осуществляли гетеротрофы? 5. Какие органические соединения активируют биохимические реакции? 6. Почему ферменты могут быть использованы несколько раз для катализа реакции? Насколько это важно для организмов? 7. Какой вклад сделал Пастером в понимание процесса брожения?

Перенос веществ в первоначальных организмах

6—9. Природа клеточной оболочки. До сих пор в этой главе вы изучали, каким образом коацерватоподобные системы смогли благодаря длинной последовательности случайных реакций и длительному процессу естественного отбора развиться до примитивных живых организмов. Предполагается, что этими организмами были гетеротрофы. Напомним, что гетеротрофы называются так потому, что получают пищу извне. Источником питания для ранних форм жизни были молекулы органических соединений, окружающие гетеротрофы в примитивных океанах. Молекулы питательных веществ могли проходить в клетки примитивных



6—11. Слева — микрофотография бактерии *Lactobacillus plantarum*, сделанная с помощью электронного микроскопа (x 45 000). Справа — микрофотография клеточной оболочки бактериальной клетки, сделанная с помощью электронного микроскопа (x 18 000).

гетеротрофов благодаря процессу диффузии. После попадания внутрь организма эти молекулы могли разрушаться благодаря брожению или аналогичному процессу. Таким образом, высвобожденная энергия могла быть использована для создания более сложных молекул.

Однако, прежде чем соединения могли быть использованы, они должны были пройти от «бульона» примитивных океанов до развитых организмов. Естественно, они были совершенно бесполезны для организмов в том случае, если оставались во внешней среде, точно так же как наша пища бесполезна для нас, пока она не попадает в желудок. Каким образом органические соединения могли попасть внутрь развивающихся организмов? Коацерватоподобная система, по-видимому, была окружена слоем вещества, возможно белка. Этот особый слой мог позволять одним веществам проникать более свободно, чем другим. По мере того как примитивные организмы развивались, этот слой становился более высокоорганизованным, чем тот, который окружал ранние коацерваты. Такой слой вещества окружает существующие в настоящее время клетки и называется **клеточной мембраной** (рис. 6—11). Органические соединения, которые, как мы предполагали, использовал примитивный организм, вероятно, проникали через его клеточную мембрану. Уже давно высказывалось предположение о существовании особой пограничной мембраны у клеток современных организмов, но увидеть ее не могли. Однако в последние годы с помощью электронного микроскопа было доказано существование мембраны и выяснены некоторые детали ее структуры.

Живая клетка постоянно обменивается веществами с окружающей средой. Подобно многим другим работающим устройствам, клетка должна потреблять горючее и выбрасывать отходы. Многие вещества передвигаются туда и обратно через мембраны клеток. Основываясь на наших знаниях о том, как происходит этот обмен, мы можем сделать некоторые предположения о клеточной мембране примитивных организмов (рис. 6—12).¹

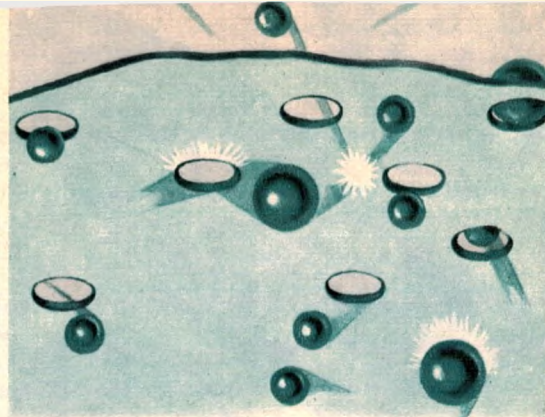
Многочисленные экспериментальные данные указывают на то, что клеточная мембрана состоит главным образом из белков и жиров, или липидов. Вы уже знакомы с белками, они являются частью всех живых существ. **Липиды** также являются органическими соединениями, необходимыми для жизни. Липиды служат как источником питания организма, так и структурными компонентами клеток.

Каким образом белок и липидные материалы упорядочены в мембране современной клетки? Пока этого еще никто не знает, но, однако, имеются некоторые данные, свидетельствующие о том, что липидный материал может находиться между внутренним и внешним слоями белка. Очевидно, в клеточной мембране липидного материала больше, чем белкового.

6—10. Движение молекул через клеточную мембрану. Клеточная мембрана пропускает одни вещества гораздо легче, чем другие. Такая мембрана называется мембраной с **избирательной проницаемостью**. Например, вода почти всегда свободно проходит через мембрану. Маленькие молекулы проникают легче, чем большие; глюкоза, например, проходит легче, чем сахароза. Изучая движение этих молекул, можно предположить, что



6—12. Микросферы, состоящие из белковоподобного вещества, как будто окружены оболочкой (x 287).



6—13. Размеры пор влияют на проникновение молекул через клеточную оболочку.

в мембране имеются поры, или отверстия, и крупные молекулы, возможно, слишком велики, чтобы проникнуть через эти поры. (Эта идея иллюстрируется на рисунке 6—13.)

Кроме того, опыты показывают, что незаряженные молекулы проникают в клетку легче, чем ионы. Напомним, что ионы — это атомы или молекулы, имеющие положительный или отрицательный заряд. По-видимому, заряд каким-то образом препятствует прохождению ионов через клеточную мембрану. Кроме того, интересно то, что соединения, которые легко растворяются в липидах, легко проходят и через клеточную мембрану.

6—11. Диффузия воды. В нормальных условиях вода постоянно входит и выходит через мембрану клеток живых организмов. Эта диффузия воды через избирательно проницаемые мембраны называется **осмосом**. Подобно другим веществам, вода диффундирует из области с высокой концентрацией раствора в область с низкой концентрацией. Например, предположим, что живая клетка помещена в раствор с высокой концентрацией соли. В этом случае (рис. 6—14) концентрация молекул воды внутри клетки выше, чем в окружающем растворе соли. Другими словами, количество молекул воды на единицу площади вне клетки меньше, так как некоторое пространство занято солью. В этих условиях вода будет двигаться из области с более высокой концентрацией (внутри клетки) в область с низкой концентрацией (вне клетки). Так как мембрана непроницаема для ионов соли, то соль не сможет пройти в клетку. Само движение воды увидеть нельзя, но

мы можем увидеть, к чему это приводит. Под микроскопом можно увидеть, что при потере воды клетка съеживается.

Если же концентрация молекул воды вне клетки выше, то вода будет благодаря осмосу поступать в клетку. В этих условиях давление на мембрану клетки изнутри будет постепенно увеличиваться (рис. 6—15). Если внутреннее давление становится достаточно большим, то мембрана клетки разрывается. Это явление можно легко продемонстрировать, поместив каплю крови в дистиллированную воду. Обычно красные клетки крови содержат небольшое количество соли. В дистиллированной же воде практически отсутствует, так что концентрация воды снаружи выше. Вследствие этого вода тут же устремляется внутрь красных клеток крови. Клетки начинают набухать и могут в конце концов лопнуть.

В приведенных примерах разница между концентрацией материалов в клетках и окружающей среде была экстремальной. Однако когда эти клетки находятся в нормальных условиях окружающей среды, движение жидкости под действием осмоса происходит не в такой степени, чтобы привести к повреждению клетки. В среде, окружающей первобытные гетеротрофы, содержались растворенные минеральные и органические вещества. Возможно, что концентрация этих веществ изменялась медленно. Но осмос все-таки проявлялся, так как вода постоянно входила в организмы и выходила из них.

6—12. Процесс активного транспорта. Движение веществ через мембрану клетки осуществляется точно так же, как и движение воды. Молекулы растворенных

веществ диффундируют через мембрану в область с низкой концентрацией. Но иногда они двигаются в «неправильном» направлении, т. е. в область с высокой концентрацией. В этом случае для движения молекул в направлении, обратном тому, в котором они должны двигаться при диффузии, необходима энергия. Когда для движения какого-либо вещества через мембрану клетки затрачивается химическая энергия, движение называется **активным транспортом**. Другими словами, вещество не движется само по себе, а транспортируется, или переносится, через мембрану клетки. Биологам еще недостаточно ясен механизм этого процесса.

Предположение 7. Постепенно развивающиеся гетеротрофы использовали энергию для транспортировки материалов через мембрану клетки.

Активный транспорт происходит у всех современных организмов. Важным этапом в эволюции клетки явилась способность контролировать движение веществ. Те первичные клетки, которые могли осуществлять активный транспорт, видимо, имели большую вероятность выжить.

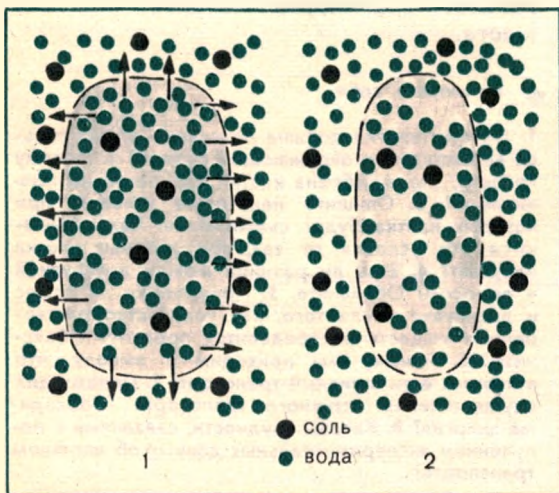
В результате активного транспорта многие современные клетки содержат во много раз более высокую или более низкую концентрацию минеральных веществ,

чем в окружающей среде. Такие концентрации необходимы для осуществления процессов жизнедеятельности. Пресноводная водоросль *Nitella* может служить примером клетки, в которой концентрация калия в 1000 раз больше, чем в том же объеме окружающей среды. Высокая концентрация калия присуща клеткам многих растений. Мышечные и нервные клетки высших животных и человека также содержат калий в концентрации, во много раз большей, чем в жидкости, окружающей клетки.

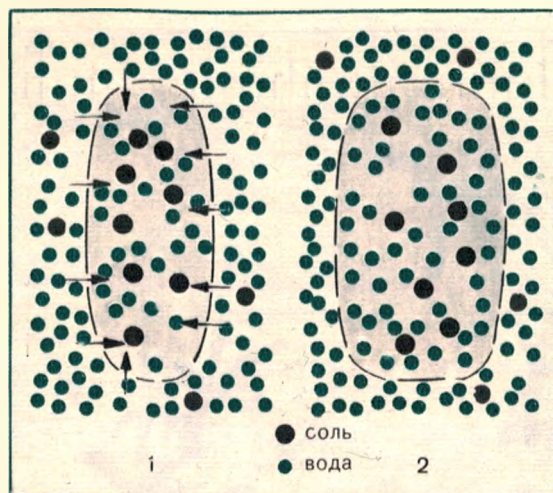
Каким образом можно показать экспериментально, что вещество внутри клетки находится в большей концентрации, чем снаружи? Экспериментально довольно трудно определить содержание минеральных элементов в живой клетке. Клетки *Nitella* по размеру во много раз больше среднего размера других клеток. Благодаря этому можно выделить отдельные клетки и определить количественно их содержание. Стало возможным, например, сравнить концентрацию калия, содержащегося в одной клетке, с концентрацией калия в воде, в которой растет эта клетка (рис. 6—16).

Опыты по измерению активного транспорта трудны и требуют большого внимания. Определенные виды клеток избирательно накапливают определенные ионы. Избыток отрицательных ионов внутри клетки по сравнению с наружной средой создает разность потенциалов,

6—14. Вода под действием осмоса переходит из клетки в окружающую жидкость [1]; наступило равновесное состояние растворов [2].



6—15. Вода под действием осмотического давления проникает из окружающей жидкости в клетку [1]; наступило равновесное состояние растворов [2].



или электрический потенциал. С помощью специальных приборов можно измерить это напряжение, точно так же как можно измерить напряжение батареи. Измеряя это напряжение, мы косвенно измеряем разницу ионных концентраций внутри и вне клетки. Таким образом, оно указывает на способность клетки к активному транспорту материалов через мембрану.

При изучении этих явлений трудно отыскать способ измерения скорости поступления отрицательных ионов в клетку. В идеале вы могли бы ввести одну проволочку внутрь клетки и другую в раствор, окружающий клетку. Но даже если вам удастся найти самую большую клетку, как только вы проткнете проволочкой мембрану клетки, мембрана повреждается и активный транспорт прекращается. Этого можно избежать, если взять длинную узкую клетку и в один конец такой клетки ввести электрод. Тогда на неповрежденном конце в течение некоторого времени может продолжаться активный транспорт ионов. Однако скорость переноса может быть и иной, чем в неповрежденной клетке.

Активный транспорт требует от клетки затраты химической энергии. Он означает способность веществ проходить через мембрану клетки в направлении, противоположном диффузии. Эволюция этой способности, по-видимому, позволила примитивным гетеротрофам осуществ-

лять накопление органических веществ. Затем путем брожения энергия могла высвобождаться. В свою очередь эта энергия могла быть использована для активного транспорта, в результате которого происходило накопление веществ и создание более сложной организации молекул.

● Современные клетки окружены мембраной, проницаемость которой для различных веществ не одинакова. Незаряженные маленькие частицы проходят сквозь нее легче, чем ионы. По-видимому, мембрана имеет липидный слой, который лежит между двумя белковыми слоями.

Поскольку вещества проникают через мембрану, можно предположить, что в ней имеются отверстия.

Благодаря диффузии и осмосу (диффузии воды через избирательно проницаемую мембрану) вещества могут входить и выходить из клеток. Активный транспорт в отличие от процесса диффузии требует затраты энергии. Доказательством активного транспорта служит то обстоятельство, что определенные вещества содержатся в клетках в более высокой концентрации, чем в окружающей среде. Хотя и имеются данные о существовании активного транспорта, биологи еще до сих пор не знают, каким образом он осуществляется.

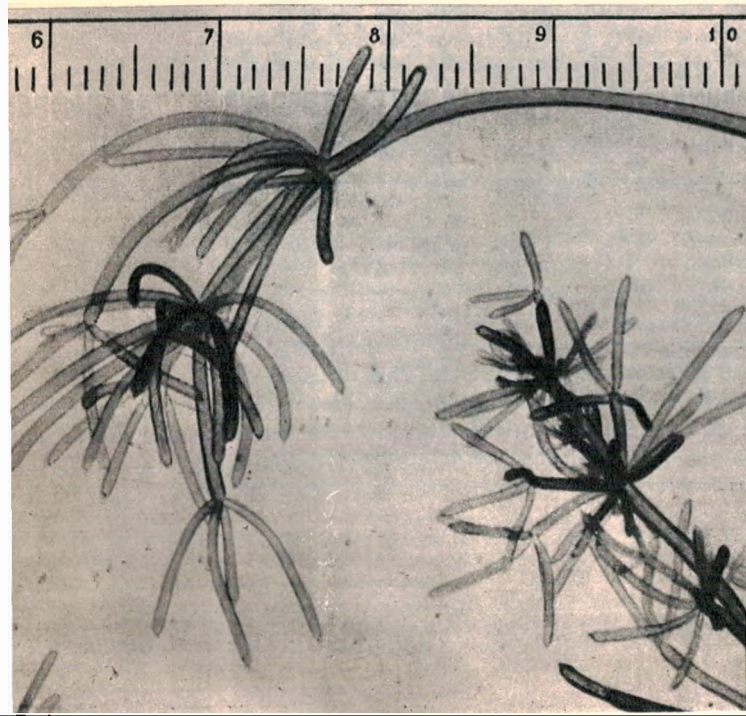
Так как примитивные гетеротрофы обрели способность использовать органические вещества посредством брожения, у них, возможно, развились способы активного транспорта необходимых веществ.

◆ Проверьте себя

1. Почему клетка должна постоянно обмениваться веществами с окружающей средой? 2. Почему говорят, что мембрана клетки избирательно проницаема? 3. Опишите некоторые условия, при которых клетка будет сжиматься. Чем отличаются эти условия от тех, при которых клетка набухает? 4. Есть ли разница между диффузией и осмосом? Объясните. 5. Прекратятся ли осмос и диффузия после того, как количество растворенных веществ распределится поровну? Объясните. 6. Почему мы приходим к выводу, что в клетках есть активный транспорт? 7. Почему для осуществления активного транспорта необходима энергия? 8. Каковы трудности, связанные с получением экспериментальных данных об активном транспорте?

76

6—16. На фотографии показана Nitella. Многие из клеток этой водоросли длиннее двух сантиметров.



КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Живые существа — это высокоорганизованные системы, состоящие из сложных молекул. Для возникновения и поддержания этих систем очень важное значение имеет энергия. Самые ранние формы жизни все более усложнялись по мере того, как у них появлялись ферменты, необходимые для протекания реакций, идущих с высвобождением энергии. Усвоение энергии коацерватами, которые состояли из белковоподобных веществ, возможно, было одним из начальных этапов на пути к созданию первой клетки.

Ферменты и АТФ — это органические молекулы, обнаруженные у всех исследованных форм живых клеток. Ферменты снижают энергию активации, необходимую для вступления молекул в реакцию. Таким образом, реакции могут протекать при температурах, не опасных для жизни организмов. Богатые энергией фосфатные связи АТФ обеспечивают другой путь, по которому может происходить активация молекул. При переносе фосфатной группы от АТФ к такому веществу, как глюкоза, последняя активируется. Затем она может гораздо легче подвергнуться дальнейшим химическим превращениям.

Брожение — такой процесс, при котором происходит высвобождение энергии в отсутствие кислорода. При брожении глюкозы происходит высвобождение энергии в результате серии реакций, каждая из которых катализируется определенным ферментом. Глюкоза сначала активируется фосфатом АТФ, на каждую молекулу глюкозы требуется затратить две молекулы АТФ. Через несколько последовательных ферментативных реакций глюкоза расщепляется на две молекулы. В конечном итоге энергия, высвобождающаяся из одной молекулы глюкозы, запасается в четырех молекулах АТФ.

Таким образом, превращение молекулы глюкозы сопряжено с накоплением энергии в богатых энергией связях двух молекул АТФ.

Предполагается, что первоначально примитивные гетеротрофы могли высвобождать энергию в процессе, который до некоторой степени похож на процесс брожения.

Так как примитивные организмы начали использовать органические вещества, находящиеся в первичных океанах, они, по-видимому, приобрели способность к транспорту веществ через клеточную мембрану.



Эта модель молекулы ДНК построена в соответствии с гипотезой Уотсона — Крика.

*

Молекулы-руководители

В главах 5 и 6 мы обсудили некоторые проблемы, связанные с возникновением на Земле первых организмов. Мы описали эти организмы как сложные системы, состоящие из разнообразных химических соединений. Наиболее крупными молекулами в них были белки, построенные из разнообразных аминокислот. Некоторые белки впоследствии стали частями ферментов. Ферменты играли важную роль в жизни гетеротрофов, позволяя быстрее высвобождать энергию химических связей органических молекул. Кроме того, при помощи ферментов клетка могла использовать эту энергию более разнообразными способами.

Жизнеспособность ранних гетеротрофов определялась их способностью конкурировать с другими сходными организмами. При этом наибольшие шансы были у организма со стабильными и контролируруемыми процессами жизнедеятельности. Такой контроль мог осуществляться только за счет деятельности определенных типов молекул в их клетках, и вполне возможно, что уже на довольно ранних стадиях эволюции гетеротрофов некоторые типы молекул действительно установили такой контроль. В этой главе рассказывается о таких молекулах и той важной роли, которую они играют в жизни клеток.

Нуклеиновые кислоты

7—1. Нуклеиновые кислоты присущи всему живому. Наиболее крупные и необычные молекулы, которые мы обнаруживаем в живых организмах, называются нуклеиновыми кислотами. Они были открыты в ходе активного изучения живой материи, которое велось при помощи химических методов в конце XIX века. Швейцарский биохимик Фридрих Мишер первым обнаружил соединения кислотной природы, связанные с белками клеточного ядра. Он нашел эти соединения в ядрах клеток гноя и в спермиях (мужских половых клетках).

Впоследствии Мишер установил, что эти вещества заметно отличаются от белковых и других соединений. Поскольку их обнаружили в клеточных ядрах (ядро — нуклеус), они получили название «нуклеиновые кислоты».

О широком распространении таких соединений в живой природе вначале не знали, однако по мере изучения все новых и новых видов растений, животных и микроорганизмов стало ясно, что все они содержат нуклеиновые кислоты. Все имеющиеся на сегодня экспериментальные сведения говорят о том, что нуклеиновые кислоты являются молекулами, осуществляющими первичный контроль над всеми важнейшими процессами жизнедеятельности во всех организмах. Это позволяет предположить, что нуклеиновые кислоты играли сходную роль и в жизни примитивных форм организмов.

Предположение 8. У прогрессивно устроенных организмов одна из групп молекул — нуклеиновые кислоты — установила первичный контроль над основными процессами, идущими в клетке.

По мере усовершенствования методов анализа появилась возможность сравнить нуклеиновые кислоты разных организмов. К удивлению химиков и биологов, оказалось, что нуклеиновые кислоты самых разнообразных живых существ (от вирусов до зеленых растений, животных и человека) очень сходны. В других опытах удалось выяснить, что нуклеиновые кислоты имеются не только в ядре клетки, но и в других ее частях. Термин «нуклеиновые (ядерные) кислоты» все же применяется, хотя он и не совсем точен.

После разрушения нуклеиновых кислот (в результате гидролиза), используя молекулы воды для их отделения друг от друга, химики могут изучать составные части этих кислот (см. стр. 56). При разрушении нуклеиновых кислот обнаруживается, что они построены из относительно простых молекулярных блоков. Именно составные части нуклеиновых кислот определяют важную роль этих соединений в живых организмах.

7—2. Составные части молекулы нуклеиновой кислоты. Если выделить большое количество клеточных ядер, то их можно проанализировать химическими методами. Оказывается, что ядра содержат молекулы двух сортов — белки и нуклеиновые кислоты. По сравнению с многими другими белками молекулы ядерных белков устроены довольно просто. Хотя нуклеиновые кислоты и принадлежат к числу наиболее крупных молекул, встречающихся в живых организмах, они состоят из небольшого числа мелких молекул, связанных между собой химическими связями.

Существует два основных типа нуклеиновых кислот, и каждый называется по типу сахара, входящего в их состав. Сахар, используемый гетеротрофами в качестве источника энергии, называется глюкозой, молекула его построена из шести углеродных атомов. В состав нуклеиновых кислот входят молекулы сахаров, построенные из пяти атомов углерода. Можно предположить, что пятиуглеродные сахара встречались и в составе примитивных организмов.

Один из типов нуклеиновой кислоты содержит пятиуглеродный сахар **рибозу**. Структурная формула рибозы по форме напоминает кольцо. Обратите внимание

на гидроксильную группу, присоединенную к одному из углеродных атомов (рис. 7—1).

В состав другого типа нуклеиновой кислоты также входит пятиуглеродный сахар, но у этого сахара одна гидроксильная группа ($-\text{OH}$) замещена атомом водорода ($-\text{H}$) (рис. 7—2). По сравнению с рибозой этот сахар имеет на один атом кислорода меньше и поэтому называется **дезоксирибозой**, что значит «рибоза, лишенная кислорода».

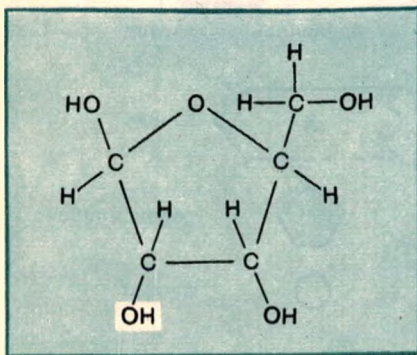
Нуклеиновые кислоты, содержащие рибозу, называются **рибонуклеиновыми кислотами**, или сокращенно РНК, а содержащие дезоксирибозу — **дезоксирибонуклеиновыми кислотами**, сокращенно ДНК.

Когда в результате гидролиза нуклеиновые кислоты распадаются, то, помимо молекул сахара (рибозы или дезоксирибозы), химик обнаруживает в них молекулы двух других типов. Первым является соединение фосфора — **фосфорная кислота** (рис. 7—3). Другой тип молекул — это кольцеобразные структуры, построенные из атомов углерода и азота, называемые основаниями. Наибольшее значение имеют два типа оснований: **пурины** и **пиримидины**. Эти соединения могли образоваться в первичной атмосфере за счет энергии ультрафиолетовой радиации (рис. 7—4).

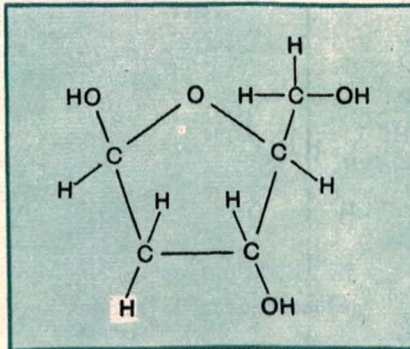
Основной скелет пиримидина построен из четырех атомов углерода и двух атомов азота, образующих кольцо. Свободные химические связи могут присоединять различные группы атомов. Примеры мы приведем позже.

Скелет пурина представляет собой двойное кольцо, построенное из атомов углерода и азота (рис. 7—5).

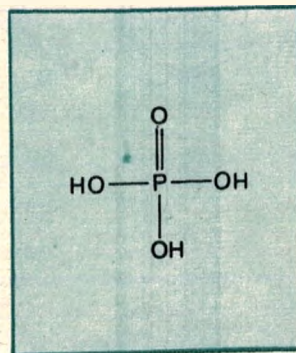
7—1. Рибоза.



7—2. Дезоксирибоза.

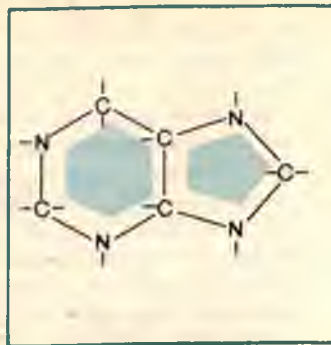


7—3. Фосфорная кислота.

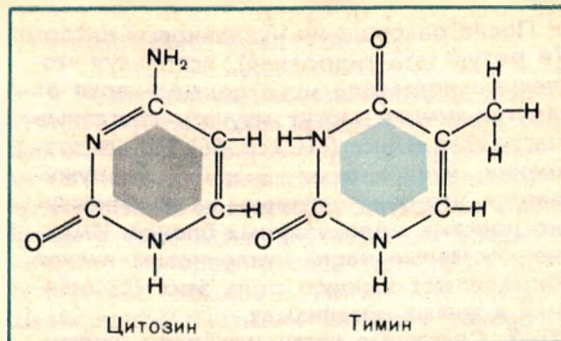




7—4. «Скелет» пи-
римидина.

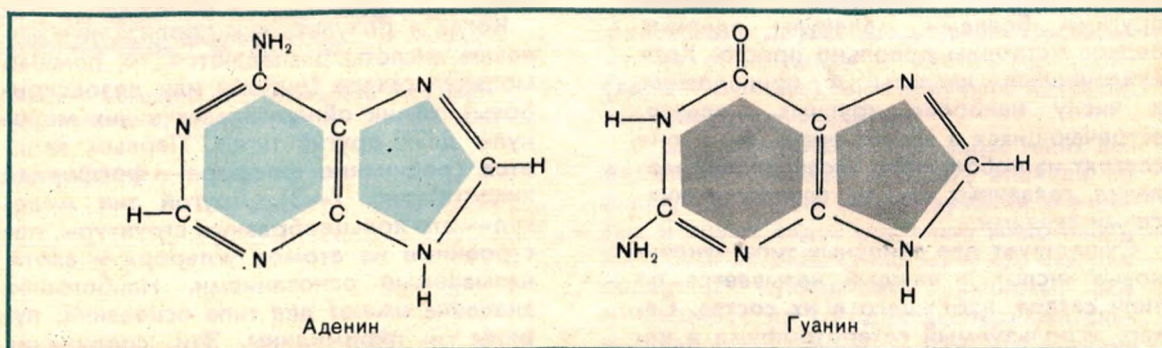


7—5. «Скелет» пурина.



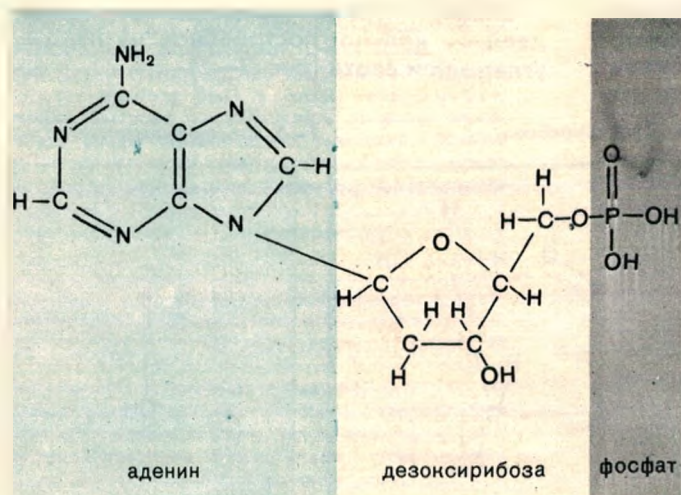
7—6. Пиримидины, встречающиеся в составе
ДНК: цитозин и тимин.

80

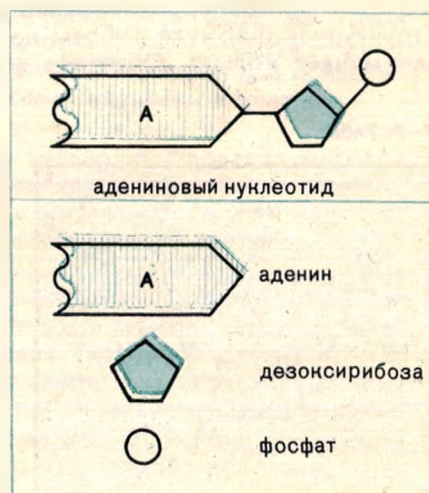


7—7. Пурины, встречающиеся в составе ДНК: аденин и гуанин.

7—8. Адениновый нуклеотид состоит из трех более мелких
молекул.



7—9. Символ, обозначающий адени-
новый нуклеотид.



В состав ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) входят азотистые основания четырех типов: два пурина и два пиримидина (рис. 7—6 и 7—7).

Путем синтеза, идущего с отнятием молекул воды, мы можем собрать воедино составные части молекулы нуклеиновой кислоты. Этот процесс очень напоминает реакцию синтеза белков из аминокислот или сложных углеводов — из простых сахаров (см. стр. 56). Если одно из оснований соединяется с сахаром, а он в свою очередь присоединяет к себе фосфатную группировку, то образуется молекула нового типа. Эта молекула, состоящая из трех перечисленных выше частей, называется **нуклеотидом**. Нуклеотиды представляют собой строительные блоки, из которых слагаются молекулы нуклеиновых кислот. Одним из таких блоков, образующих молекулы ДНК, является **адениновый нуклеотид**.

Посмотрите на рисунок 7—8 и убедитесь, что эта молекула образована за счет объединения основания (аденина), сахара (дезоксирибозы) и фосфорной кислоты. Сходство нуклеотидов заключается в том, что все они построены из одинаковых составных частей: основания, сахара и фосфорной кислоты. В упрощенном виде молекула аденинового нуклеотида и ее составные части показаны на рисунке 7—9.

Сахар и фосфатная группа одинаковы у всех нуклеотидов ДНК, однако поскольку существует четыре типа основа-

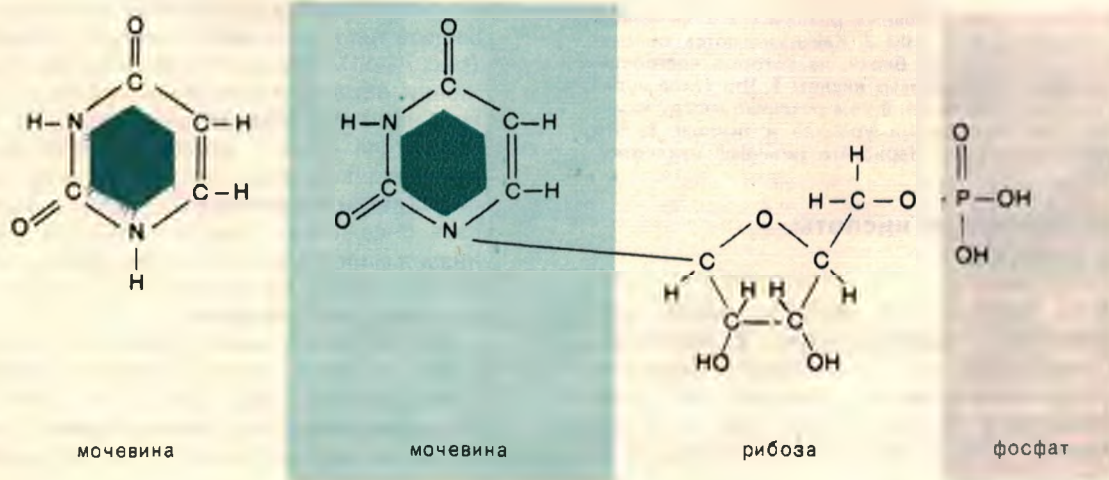
ний, то соответственно имеется и четыре типа нуклеотидов, каждый из которых включает одно из них.

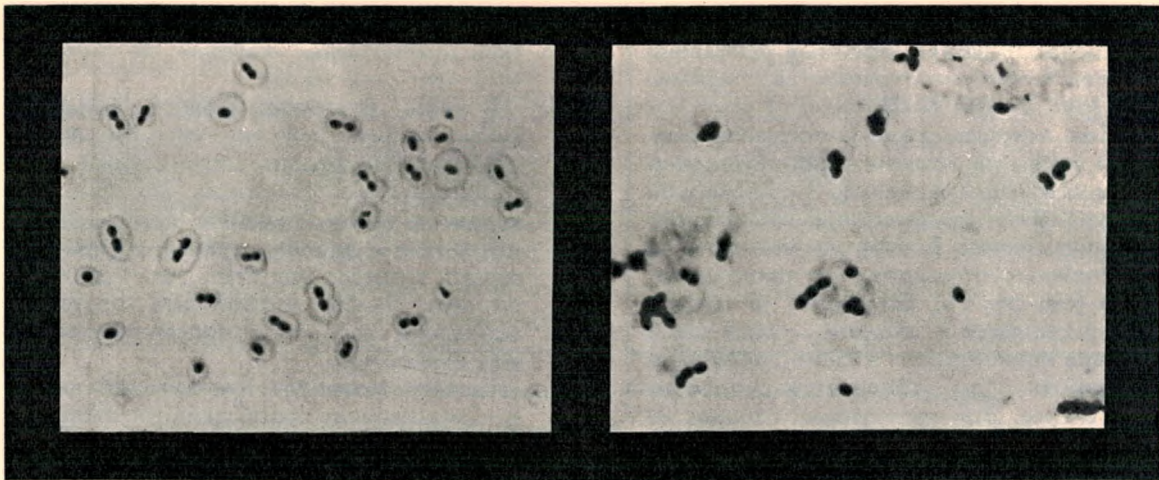
В чем различие между четырьмя нуклеотидами ДНК и РНК? Во-первых, в состав РНК входит сахар рибоза, а не дезоксирибоза. Во-вторых, в состав РНК входит не тимин, а **урацил**. Остальные три основания — **аденин**, **гуанин** и **цитозин** входят в состав как РНК, так и ДНК. На рисунке 7—10 изображена структура основания урацила и соответствующего ему нуклеотида.

Каждая молекула нуклеиновой кислоты представляет собой длинную цепь, состоящую из нуклеотидов четырех сортов. Четыре типа нуклеотидов в молекуле могут располагаться множеством способов, подобно тому как мы можем самыми разными способами нанизать на нитку красные, синие, желтые и зеленые бусины. Считается, что различные организмы различаются по количеству и порядку расположения молекул нуклеотидов в их нуклеиновых кислотах. Вскоре вам станет ясно, почему эти различия в расположении нуклеотидов так важны и как от них зависит жизнедеятельность разнообразных организмов, населяющих землю.

● *Нуклеиновые кислоты представляют собой гигантские молекулы, встречающиеся во всех без исключения ныне живущих организмах. Можно предположить, что они играли важную роль в жизни первичных примитивных ор-*

7—10. Урацил (слева) и урациловый нуклеотид, встречающийся в РНК.





7—11. Клетки пневмококков (слева) обладают капсулами и вызывают у животных воспаление легких. Справа — клетки без капсул, не вызывающие такого заболевания.

ганизмов. Нуклеиновые кислоты построены из ограниченного набора более мелких молекул, которые называются нуклеотидами. Каждый нуклеотид состоит из трех компонентов: фосфорной кислоты, сахара и содержащего азот основания (пурина или пиримидина).

Существует два важнейших типа нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновая кислота (РНК). У ныне существующих клеток ДНК мы находим в основном в ядре, а РНК — и в ядре, и в цитоплазме. РНК отличается от ДНК тем, что в ее состав входит другой тип сахара и пиримидиновое основание урацил вместо тимина.

◆ Проверьте себя

1. Каковы два основных различия в химическом строении ДНК и РНК? 2. Как называются химические строительные блоки, из которых построены молекулы нуклеиновых кислот? 3. Что такое пурины и пиримидины? 4. В чем различие между химическими структурами урацила и тимина? 5. Что такое нуклеотид? Нарисуйте типичный нуклеотид.

Нуклеиновые кислоты в действии

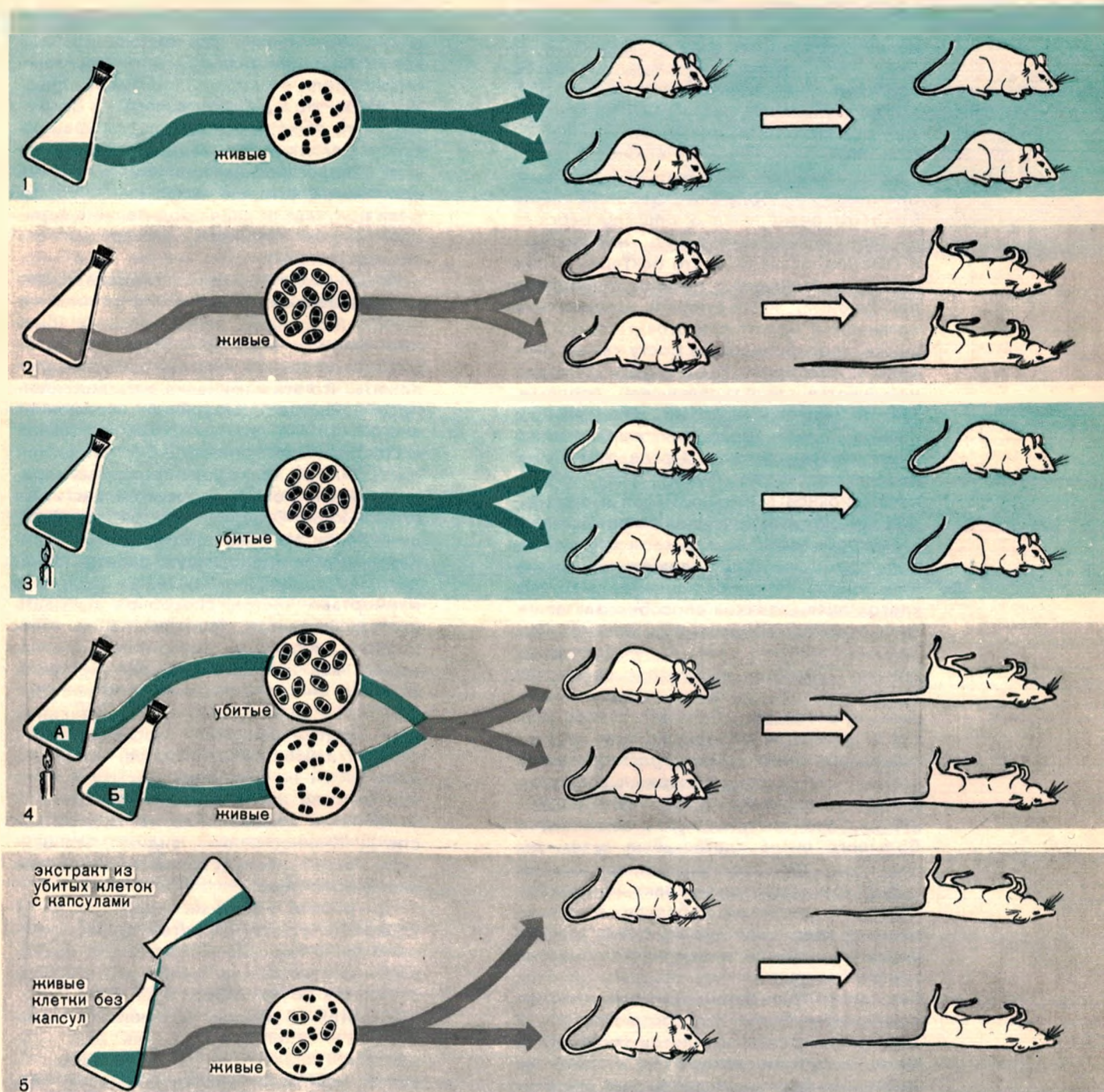
7—3. Нуклеиновые кислоты могут осуществлять трансформации у бактерий. Прошло 75 лет с момента открытия нуклеиновых кислот, прежде чем нам стала ясна их важнейшая роль в жизни клеток. Тайны функционирования ДНК

впервые были раскрыты в опытах с бактериями. Именно с этих экспериментов началась новая и волнующая эра в развитии биологии. Вначале исследователи-биологи обратили внимание на роль ДНК в жизни одной из бактерий *Diplococcus pneumoniae*. Как вы можете заключить из названия, этот вид бактерий является возбудителем пневмонии, или воспаления легких. Родовое название *Diplococcus* объясняется тем, что под микроскопом пневмококки видны как парные клетки (*diplos* — двойной, *coccus* — ягода). Для краткости мы будем применять общепринятое для этих видов бактерий название «пневмококки».

Существует два основных типа пневмококков. У первого из них пара бактериальных клеток окружена капсулой, построенной из сахароподобного вещества. Второй тип клеток такой капсулы не имеет (рис. 7—11). Оба типа клеток при размножении образуют дочерние клетки, похожие на клетки родителей.

Капсула вокруг клеток пневмококков обуславливает одно из свойств этих клеток. Клетки с капсулами способны вызывать пневмонию. Если ввести их в организм мыши, то она погибает. Пневмококки без капсул не заражают мышей и не вызывают заболевания.

Непонятное началось тогда, когда мышей заразили смесью клеток живых пневмококков без капсул и мертвых пневмококков с капсулами. Можно было бы ожидать, что мыши останутся здоро-



7—12. ДНК из мертвых болезнетворных клеток превращает безвредные клетки пневмококков без капсул в болезнетворные клетки с капсулами: 1 — при заражении мышей пневмококками без капсул мыши не заболевают воспалением легких; 2 — при заражении клетками с капсулами мыши заболевают и погибают; 3 — убитые нагреванием клетки с капсулами не вызывают пневмонию; 4 — если ввести в мышь смесь убитых клеток с капсулами и живых клеток без капсул, то она заболевает воспалением легких; 5 — если к живым клеткам без капсул добавить экстракт из убитых нагреванием клеток с капсулами, то появляются живые клетки с капсулами. После введения таких клеток в организм мышей животные заболевают.

выми. Но они погибли от пневмонии! Более того, оказалось, что живые бактерии, выделенные из мышей, имели капсулу.

Ученые начали искать объяснения. Каким образом безвредные бактерии превратились (трансформировались) в клетки, способные вызывать у мышей смертельную болезнь? Эту проблему было бы очень трудно решить, работая только с зараженными животными. К счастью, оказалось, что бактерии могут расти и в стеклянных чашках. Микробиолог (ученый, исследующий мельчайшие организмы) может приготовить смеси веществ, способствующие росту самых различных бактерий. Такие смеси веществ называются культуральными средами. Так, он может приготовить специальную культуральную среду для выращивания клеток пневмококков. После этого ему не составит труда изучить рост клеток пневмококков в чашках Петри и определить, имеют они капсулы или нет.

Микробиологи начали свои исследования, исходя из предположения, что какое-то вещество или вещества мертвых клеток пневмококков способны заставить живые клетки образовывать капсулы. Им удалось показать это в лабораторных опытах. Прежде всего они вырастили множество клеток пневмококков с капсулами. Затем они убили эти клетки, растерли их и приготовили раствор из разрушенных клеток. Такой раствор, называемый экстрактом, содержал вещества, ранее находившиеся за мембранами клетки. Такой экстракт, приготовленный из большого числа клеток, был затем использован для постановки ряда опытов.

В одном из опытов экстракт из мертвых клеток с капсулами добавили к культуральной среде. Затем в эту среду для выращивания внесли живые клетки пневмококков без капсул. И некоторые из клеток без капсул трансформировались в клетки с капсулами. Более того, потомство таких трансформированных клеток также обладало капсулами, даже если к среде не добавляли больше специального экстракта. Эти новые клетки, потомки безвредных клеток, были теперь способны вызывать у мышей пневмонию! Схема этого опыта с бактериями представлена на рисунке 7—12.

Опыты по трансформации клеток пневмококков поставили перед учеными це-

лый ряд сложных вопросов. Казалось, что клетки без капсул претерпели стойкое изменение: они стали обладать капсулами и приобрели способность вызывать пневмонию и, что наиболее важно, их потомки также образовывали капсулы и вызывали пневмонию. Эти клетки получили новые «биологические программы». Такие программы, которые каждый живой организм получает от своих родителей и передает своим потомкам, составляют его **наследственность**.

Из данных этого опыта следовало, что наследственные признаки клеток пневмококков изменились, изменилась их «биологическая программа». Если это действительно так, то логично было предположить, что эти изменения в наследственности вызвал какой-то компонент экстракта, или он сам стал составной частью наследственности («биологической программы») трансформированных клеток. Ученые Рокфеллеровского института в Нью-Йорке Освальд Т. Эвери и его коллеги Колин М. Мак-Леод и Маклин Мак-Карти начали кропотливую работу по выделению специфической части экстракта из мертвых клеток, способной вызывать эти удивительные трансформации. Они провели ряд очень тщательных опытов, изучая все составные части экстракта. В 1944 г. они опубликовали свои выводы: единственное соединение, ответственное за трансформацию наследственных свойств клеток пневмококков, представляет собой не что иное, как ДНК. Эта нуклеиновая кислота вызывала четкие и устойчивые изменения в наследственности. ДНК-«иностранка», видимо, становилась частью наследственного материала клеток-«хозяев».

При работе с другими видами бактерий удалось выяснить, что путем трансформации можно передавать целый ряд разнообразных признаков. Например, в одном из опытов по трансформации были получены штаммы клеток, устойчивых к антибиотикам — стрептомицину. Так был найден ключ к разгадке тайны специфического вещества наследственности, так впервые удалось связать явление передачи наследственного признака с химическим действием конкретного химического соединения.

О роли нуклеиновых кислот в жизни клеток мы можем узнать еще больше, обратившись к вирусам.

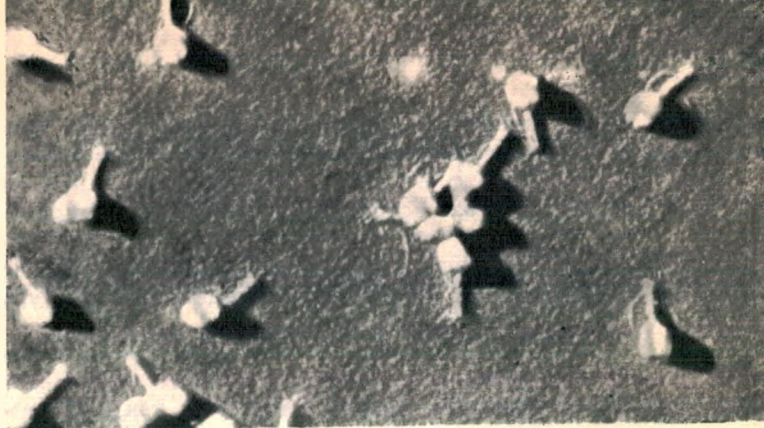
7—4. Вирусы и нуклеиновые кислоты. По размеру вирусы меньше, чем бактерии, и их нельзя увидеть в обычный световой микроскоп¹. После того как удалось получить некоторые вирусы в кристаллической форме, для их изучения были использованы химические методы. Первые кристаллы вирусов были получены в 1935 г. Венделлом Стенли, который сейчас работает в Калифорнийском университете в Беркли. Стенли удалось получить кристаллы вируса табачной мозаики, который поражает клетки листьев табака и вызывает их гибель. За свои исследования вирусов Стенли в 1946 г. был удостоен Нобелевской премии. Вначале думали, что вирус табачной мозаики состоит только из белка. Дальнейшие опыты показали, что на самом деле кристаллы вируса содержат как белок, так и нуклеиновую кислоту. Впоследствии был изучен химический состав многих других вирусов. Оказалось, что все они, независимо от того, какие клетки поражают, состоят в основном из нуклеиновой кислоты и белка.

РНК представляет собой такой тип нуклеиновой кислоты, которая встречается в относительно небольшом числе вирусов, например в вирусе табачной мозаики, вирусе полиомиелита и вирусе гриппа. Во всех других вирусах мы находим ДНК. Ее легко обнаружить, например, в вирусах бактерий, которые заражают их клетки для того, чтобы осуществить в них цикл размножения. В то же время ДНК — это такая нуклеиновая кислота, которая встречается и в клетках пневмококков, и в ядрах клеток животных и растений.

7—5. Жизнедеятельность бактериальных вирусов. Как и все другие, вирусы бактерий построены в основном из нуклеиновой кислоты и белка. Их называют также бактериофагами, или сокращенно фагами (слово «фаг» происходит от греческого слова *phagos*, что означает «тот, кто поедает»). Они живут за счет бактерий, размножаются внутри бактериальных клеток и иногда бывают способны разрушить бактериальную клетку, в которой происходило их размножение.

Механизм взаимодействия фагов с бактериями в настоящее время изучен до-

¹ Впервые вирусы были открыты выдающимся русским биологом Д. И. Ивановским в 1892 г. (Прим. ред.)



7—13. Так выглядят частицы фага T₂ под электронным микроскопом.

статочно подробно. Так, в одном из случаев фаг, называемый T₂ и по форме напоминающий головастика (рис. 7—13), прикрепляется к бактериальной клетке и затем впрыскивает в нее длинную одиночную нить ДНК. Бактериальная клетка содержит собственную ДНК, которая управляет всеми процессами ее жизнедеятельности. Но как только в бактериальную клетку внедряется вирусная ДНК, она «захватывает власть» над «фабриками клетки» и начинает «посылать команды» на синтез составных частей вирусов за счет веществ бактерии. Вещества бактериальной клетки все больше и больше расходуются на строительство вирусной ДНК и вирусного белка, и в конце концов она погибает. (На рисунке 7—14 показаны последовательные фазы процесса размножения вируса.)

85

После того как вирусная ДНК попадает в бактериальную клетку, она становится способной синтезировать целые вирусные частицы. Менее чем через 30 минут оболочка клетки лопаается, и сотни образовавшихся в ней вирусов выходят наружу. Каждая из таких вирусных частиц может теперь вновь заразить бактерию, и через некоторое время это приводит к гибели всей популяции бактерий.

7—6. Нуклеиновые кислоты контролируют жизнедеятельность клеток. Изучение бактериальных вирусов и путей их размножения в живых клетках позволило получить много ценных сведений о роли ДНК. Эти данные подтверждают гипотезу, согласно которой ДНК контролирует жизнедеятельность клетки. Они говорят о том, что существуют разные типы ДНК, различающиеся по их активности в условиях конкретной клетки, а также указы-

вают на способность молекул ДНК воспроизводить подобные себе молекулы. Важно отметить, что при этом ДНК не только использует химические соединения «чужих» клеток для синтеза собственных копий (новых молекул ДНК), но также полностью определяет структуру всех белков вируса.

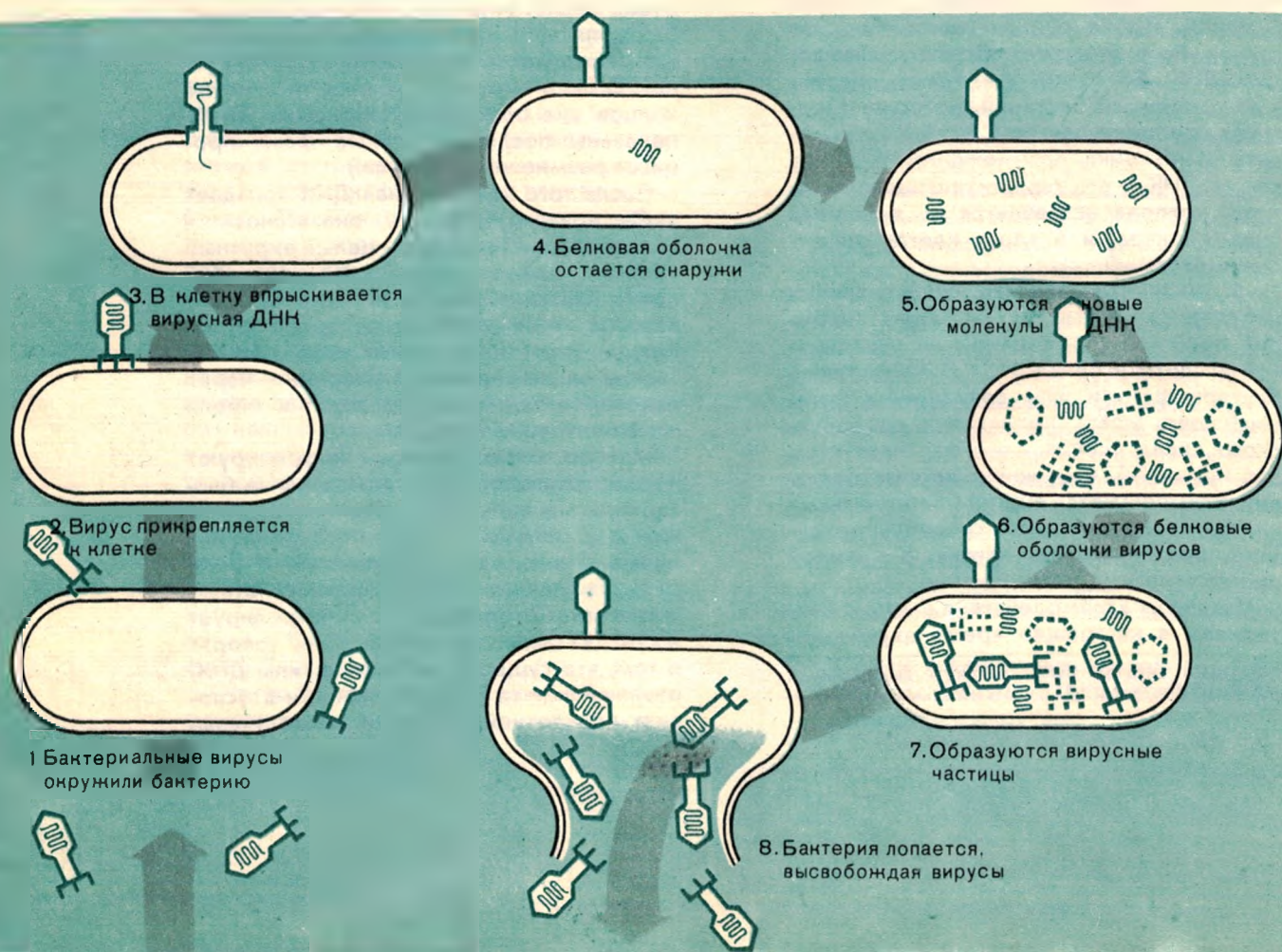
Мы привели только два примера, полученных в опытах с микроорганизмами, которые говорят нам о том, как ДНК различных типов осуществляют контроль над жизнью клеток. Таких примеров можно привести еще очень много, и все они подтверждают, что в большинстве клеток наследственная информация содержится в молекулах ДНК. (В некоторых типах вирусов наследственная информация содержится в молекулах РНК.) Кроме того, в большинстве клеток имеется несколько типов РНК, и мы в дальнейшем увидим, что все они выполняют важные функции.

Широкая распространенность нуклеиновых кислот во всех ныне живущих организмах может означать, что уже у ранних

гетеротрофов они были ключевыми соединениями, игравшими важную роль в их жизни, как это и было сформулировано в предположении 8. Центральная роль, которую они играют при контроле процессов в клетках и в явлении наследственности, может указывать на то, что их присутствие увеличивало шансы первичных организмов в борьбе за существование.

● Один из типов нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) установила контроль над жизненно важными процессами и явлениями почти у всех типов клеток. Она же является хранителем наследственной информации. Степень этого контроля такова, что одна из разновидностей ДНК, выделенная из бактерий, может вызывать стойкие наследственные изменения в других клетках того же вида. Так, например, было выяснено, что ДНК из клеток безвредных пневмококков может превращать клетки без-

- 86 7—14. Бактериофаг T_2 при помощи «хвоста» прикрепляется к бактерии. Он вводит в нее свою ДНК, после чего происходит ее редупликация и синтез новых белковых оболочек. Затем бактерия лопается, высвобождая множество новых частиц вируса, каждая из которых может заразить новую бактерию.



вредных пневмококков в клетки, способные вызвать заболевание.

Способность ДНК бактериального вируса осуществлять мобилизацию веществ зараженной им бактериальной клетки также говорит о важности ДНК. ДНК вируса способна создавать много новых однотипных вирусов.

У некоторых вирусов наследственная информация содержится не в молекулах ДНК, а в молекулах рибонуклеиновых кислот. Клетки высших организмов содержат другие формы РНК, выполняющие в них важные функции.

◆ Проверьте себя

1. Что мы называем наследственностью? 2. Что такое культуральная среда? 3. Почему исследователи ожидали, что мыши останутся живы, когда им вводили смесь живых клеток пневмококков без капсул и смесь мертвых клеток с капсулами? 4. Какие опыты с фагами позволили заключить, что ДНК может воспроизводить подобные себе молекулы? 5. В каком типе молекул содержится наследственная информация последующему поколению клеток?

Два организма из одного

7—7. Залог успеха — способность к размножению. По сравнению с ныне существующими растениями и животными процессы жизнедеятельности в первых земных организмах были очень просты, но тем не менее и им приходилось решать проблему, стоящую перед всеми живыми организмами: им нужно было существовать в борьбе со сходными организмами.

Нам совершенно неизвестно, как долго могли жить такие организмы. Конечно, существует связь между уровнем организации любой формы жизни и ее способностью к существованию, однако достигнутый уровень не будет иметь значения для продолжения жизни на Земле, если такой организм не способен к размножению. Только этим путем организмы, получившие какие-то преимущества в конкуренции с другими организмами, могут оставить после себя потомков со сходным типом организации.

Предположение 9. При отборе преимуществами пользовались организмы, которые после завершения роста вырабатывали надежные методы размножения.

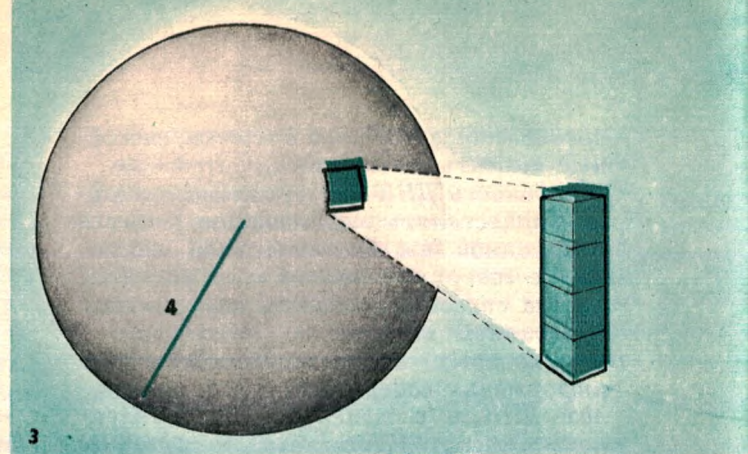
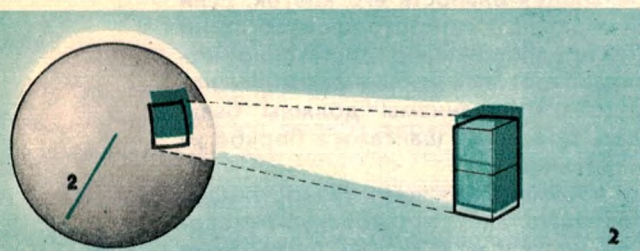
Успех каждого организма зависит от того, насколько эффективно контролируется жизнедеятельность его клеток. Если обмен первичных гетеротрофов, согласно нашему предположению, достаточно четко контролировался нуклеиновыми кислотами, то эти организмы должны были обладать большими шансами в борьбе за существование.

Если потомки первичных гетеротрофов унаследовали такой тип молекул-руководителей, то их шансы выжить были также высоки. Выработка надежных способов размножения и наследования молекул нуклеиновых кислот явилась важным и переломным моментом в эволюции примитивных гетеротрофов.

7—8. Объем и площадь в процессе роста. Что будет происходить с простейшим организмом по мере того, как он будет все лучше и лучше приспосабливаться к условиям жизни на Земле? Поскольку его способность поглощать и запасать пищу будет все более совершенствоваться, а его ферменты будут работать все эффективнее, то организм, очевидно, начнет увеличиваться в размерах. В конце концов объем клетки станет так велик, что это приведет к заметному снижению эффективности всей системы. Произойдет это отчасти потому, что объем клетки будет расти быстрее ее поверхности. Последствия для организма будут очень существенными.

Чтобы это стало ясно, давайте сделаем несложные арифметические расчеты. Пусть в процессе роста радиус сферы увеличится с 1 до 2 см. Как при этом изменятся ее поверхность и объем? Поверхность сферы вычисляется по формуле $4\pi R^2$. Если мы теперь вычислим отношение поверхностей большой и малой сфер, равное $\frac{4\pi(2)^2}{4\pi(1)^2}$, то найдем, что оно равно 4:1 (рис. 7—15).

Объем сферы вычисляется по формуле $\frac{4}{3}\pi R^3$. Подставив в эту формулу величины радиусов большой и малой сфер и вычислив отношение их объемов, мы найдем, что оно равно 8:1. Видно, что при увеличении радиуса вдвое объем сферы увеличивается в 8 раз, а поверхность — только в 4 раза. Другими словами, на единицу поверхности теперь приходится две единицы объема вместо одной. При дальнейшем увеличении радиуса эти раз-



7—13. При увеличении радиуса сферы вдвое ее поверхность увеличивается в четыре, а объем — в восемь раз: 1 — у клетки с радиусом 1 на часть поверхности, показанную синим цветом, приходится один объем цитоплазмы. 2 — у клетки с радиусом 2 на ту же площадь поверхности приходится вдвое больший объем цитоплазмы. 3 — у клетки с радиусом 4 на ту же площадь поверхности приходится уже четыре объема цитоплазмы.

личия в отношении объема к поверхности будут возрастать еще больше.

Какое значение все это может иметь для живой клетки? Первые организмы могли быть шарообразными, так что наш пример «растущей» сферы вполне удачен. Все вещества, необходимые для жизни клетки, проходят через поверхностную клеточную мембрану. Попав внутрь клетки, они распределяются по всему ее объему в основном за счет диффузии. При прочих равных условиях время диффузии этих соединений в клетку будет зависеть только от ее формы и размера. Диффузия — процесс медленный. При увеличении клеточной массы он становится все менее и менее эффективным как способ распределения веществ внутри клетки. По мере увеличения размеров организма через мембрану должны проходить все большие количества веществ. В то же время отношение поверхности мембран к объему клетки при этом все время уменьшается. Всем типам молекул, включая продукты химических реакций, происходящих в клетках, приходится теперь путем диффузии преодолевать большие расстояния.

Одним из путей улучшения эффективности распределения веществ было бы деление большой клетки на две маленькие. Однако перед простейшими гетеротрофами стояла проблема более сложная, чем простое деление одной клетки на две. Ведь каждая из образующихся клеток должна была обладать веществами и свойствами, нужными для продолжения ее жизни. Можно предположить, что появление способности к точному де-

лению было важным приобретением первичных организмов, поскольку оно и сейчас наблюдается у всех живых форм. Нам предстоит еще многое узнать о делении клеток и о причинах, обеспечивающих его точность.

7—9. Что заставляет клетки делиться? Что побуждает клетку к делению? Может быть, по мере роста она достигает какого-то конечного размера, после чего деление становится необходимым, или к этому есть какие-то внутренние причины? Многочисленные опыты были сделаны для выяснения проблемы деления клеток.

Эксперимент, поставленный с амебой, дал важные результаты. Наблюдения проводили на одной клетке амебы. Как только размеры клетки увеличивались настолько, что она была способна к делению, экспериментатор отрезал кусочек амебы. После этого амeba вновь росла, не проявляя при этом признаков подготовки к делению. От амебы вновь отрезали кусочек, она снова росла, не приступая к делению. Такую хирургическую операцию повторяли много раз, и результат был все время один и тот же. В одном из опытов амebu оперировали ежедневно в течение четырех месяцев, и все это время она и не начинала делиться. В то же время контрольная амeba, которой была предоставлена возможность свободно расти и делиться, последовательно прошла 65 циклов деления. Эти опыты показали, что время начала деления клетки зависит от ее размеров.

Но только ли размер определяет способность клеток к делению? Тщательно измеряя амeб, готовящихся к делению,

биолог может вычислить размер клеток, соответствующий моменту, предшествующему делению. Что же произойдет, если именно в этот момент мыотрежем кусочек от амебы? Такой эксперимент был проделан, и оказалось, что в этом случае хирургическое вмешательство не препятствует делению. Очевидно, процесс деления начинается как бы по сигналу, и если этот сигнал уже дан, то действие его не может быть остановлено удалением части цитоплазмы (рис. 7—16).

Проделанные эксперименты позволяют нам сделать вывод, что сигнал к делению не подается, пока амеба не достигнет определенного размера, но если сигнал к делению подан, то размер клеток больше не влияет на деление.

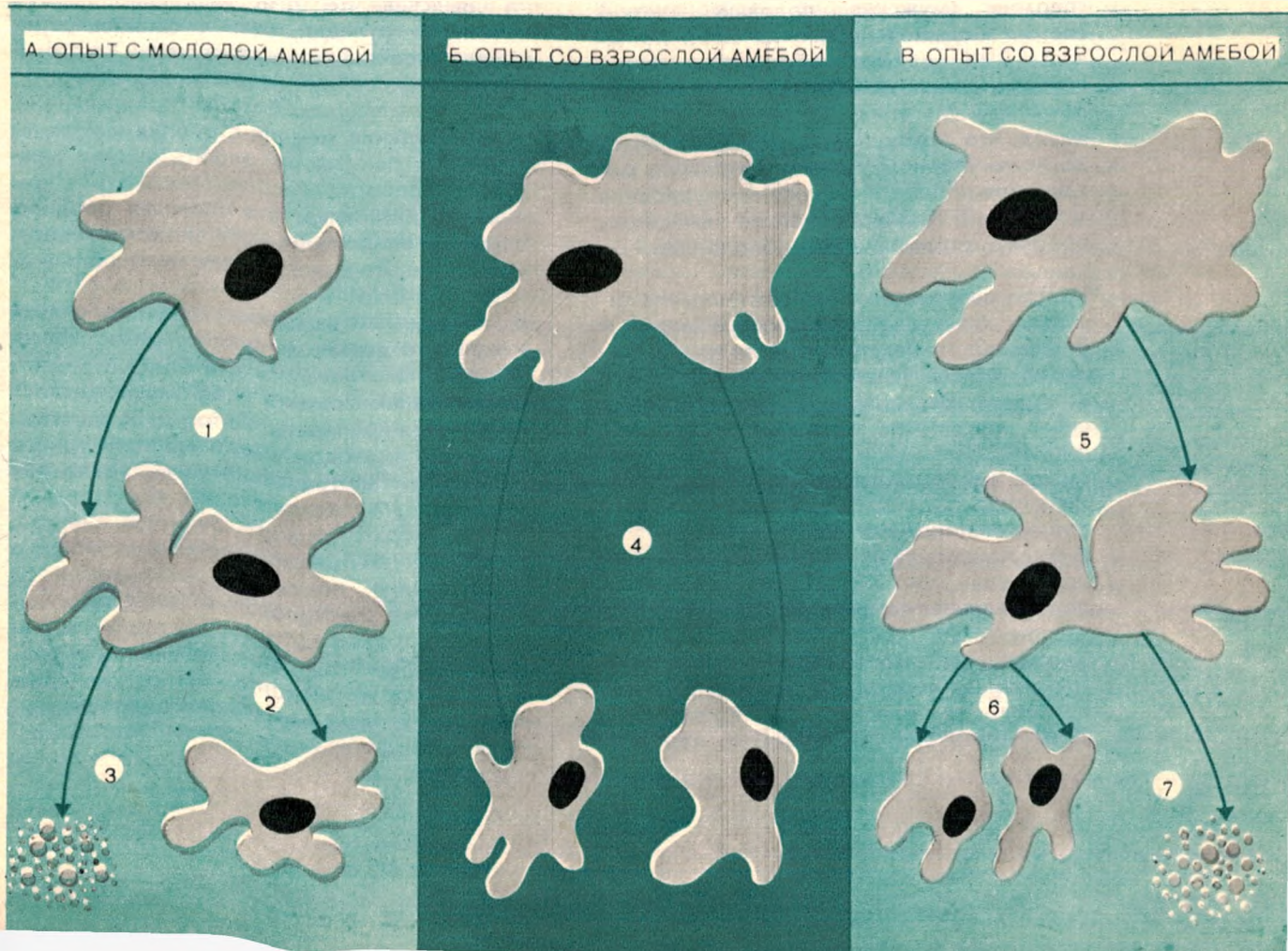
7—10. Прочие проблемы удвоения. Деление клеток идет упорядоченно. Клетка, обладающая биологическими преимуще-

ствами, должна передать их новым клеткам.

Вспомните, что у нас есть основания считать ДНК молекулами — руководителями клеток. Если бы ДНК была способна к удвоению и новые клетки получали бы набор этих молекул-руководителей, то их шансы в борьбе за существование были бы повышены. Допустим, что наследственная информация у примитивных гетеротрофов каким-то образом была записана в молекулах ДНК. Допустим также, что эта информация передавалась новым клеткам во время деления.

Предположение 10. Нуклеиновые кислоты были способны к самоудвоению, и зашифрованные в их химической структуре биологические признаки передавались из материнской во вновь образующиеся клетки при делении.

7—16. Если от «молодой» амебы отрезать кусочек цитоплазмы, то ядерная часть начинает ее восстанавливать. Нормальное деление наступает после завершения роста. Если на этой стадии мыотрежем кусочек цитоплазмы, то тем не менее клетка разделится на две: 1. Экспериментатор отрезает часть амебы. 2. Часть цитоплазмы с ядром восстанавливает утраченную цитоплазму. 3. Отрезанная часть без ядра погибает. 4. У контрольной амебы деление проходит нормально. 5. Экспериментатор отрезает часть амебы. 6. Оставшаяся часть амебы с ядром делится на две маленькие амебы. 7. Отрезанная часть амебы без ядра погибает.



Мы уже познакомились с двумя важнейшими функциями ДНК в жизни клеток. Во-первых, она контролирует жизнедеятельность содержащих ее клеток. В некоторых случаях, при переходе ДНК в клетки, обладающие другими свойствами, она начинает контролировать деятельность и этих клеток.

Во-вторых, что не менее важно, ДНК способна синтезировать копии своих молекул. Иными словами, ДНК способна к самокопированию. Этот процесс называется **самоудвоением**.

Способность к самоудвоению — одно из важнейших свойств живого. Это становится особенно понятным, когда мы сталкиваемся с поразительным сходством последовательных поколений живых существ. Все живые организмы производят свои копии: человек дает начало новым людям, дуб порождает дуб, омар — омаров, инфузория туфелька — новых инфузорий, и все потомки удивительно похожи на своих родителей.

Какова химическая основа процесса самоудвоения? У высших форм от поколения к поколению передаются в основном нуклеиновые кислоты. Так, например, спермии (мужские половые клетки) состоят большей частью из ДНК. Молекулы ДНК создают собственные копии, которые затем передаются от родителей потомкам. Мы поэтому вправе сделать вывод, что самоудвоение осуществляется на молекулярном уровне. Выяснение механизмов процесса точного самоудвоения молекул ДНК было одной из важнейших проблем, стоявших перед биологами.

● При росте клеток их объем увеличивается быстрее, чем поверхность, и диффузия, ответственная за распределение веществ внутри клетки, становится все менее эффективной. Прогрессивно устроенные первичные организмы смогли достигнуть такого уровня развития, при котором деление стало необходимым для дальнейшего успешного существования клеток.

Экспериментируя с амебами, биологи установили, что время начала деления определяется по меньшей мере двумя причинами. Одной из них является размер клеток; если количество цитоплазмы меньше некоторой критической величины, то деления не происходит. Другой фактор — это какой-то внутрен-

ний сигнал, вызывающий деление клеток даже в том случае, если мы резко уменьшаем объем их цитоплазмы.

Способность к самоудвоению характерна для всех живых существ. Перед делением клеток в них происходит самоудвоение молекул ДНК, после чего они распределяются в новые клетки.

◆ Проверьте себя

1. Какой процесс лежит в основе распределения веществ внутри клетки? 2. Что затрудняет увеличение размеров клетки? 3. Что, кроме размеров клеток, определяет время их деления? 4. Почему возникновение точных механизмов самоудвоения имело такое большое значение для примитивных гетеротрофов?

Модель молекулы ДНК

7—11. Ключ к тайне ДНК. Если мы хотим узнать больше о том, как осуществляется процесс самоудвоения молекул ДНК, то нам нужно лучше ознакомиться со строением ее молекул. Хотя молекулы ДНК очень велики, они построены всего из четырех типов нуклеотидов — составных частей этих молекул.

Выяснив, что ДНК выполняет многие важные функции, ученые сконцентрировали свое внимание на изучении ее структуры и способов расположения нуклеотидов в молекулах. Биологи предполагали, что создание модели строения молекулы сможет помочь им решить многие важные вопросы. Расшифровка структуры могла дать ключ для решения проблем функционирования ДНК. Короче говоря, им хотелось выяснить, как «выглядят» молекулы ДНК.

Биохимики выясняли характер связей между отдельными нуклеотидами. Постепенно накапливалось все больше данных о строении молекул ДНК. Когда удалось получить препараты чистой ДНК, ее стали изучать методом рентгеноструктурного анализа. Рентгеновские лучи, точно так же как ультрафиолетовый или видимый свет, — одна из форм лучистой энергии.

Когда небольшой образец чистого соединения помещают поблизости от источника рентгеновских лучей, они начинают проходить через исследуемое вещество. При этом рентгеновские лучи претерпевают дифракцию, или отклонение, причем в зависимости от структуры молекул соединения они отклоняются в раз-

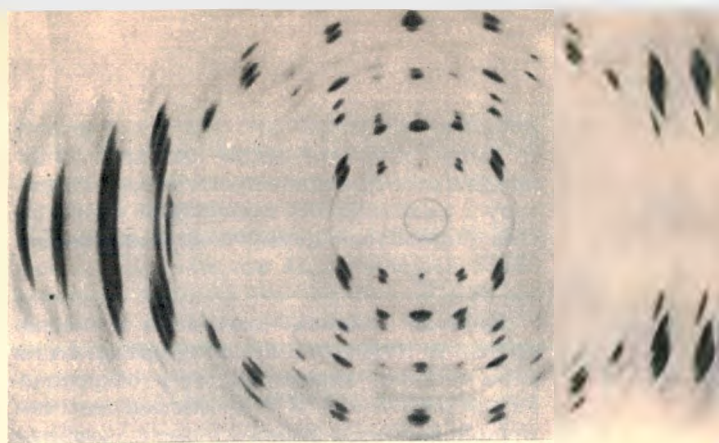
ных направлениях. В результате они дают на фотопленках характерные для каждого типа молекул «тени». Опытному глазу такие «теневые картины» много говорят о химической структуре молекул. Поставьте перед лампой стул и спроецируйте его тень на экран. Даже если вы не видите самого стула, то, рассматривая его тень на экране, вы сможете неплохо представить себе его конструкцию. Точно так же, глядя на «теневые картины», получаемые методом рентгеноструктурного анализа, мы можем получить ценные сведения о строении молекул. На рисунке 7—17 изображена рентгенограмма ДНК, полученная методом дифракции рентгеновских лучей молодым английским исследователем Морисом Х. Ф. Уилкинсом и его сотрудниками в Королевском колледже Лондона. Такие рентгенограммы позволили установить, что плоские молекулы пуринов и пиримидинов уложены в молекулах ДНК друг над другом.

Другая группа данных была накоплена при сравнительном исследовании химического состава молекул ДНК, выделенных из разных организмов. Было установлено, что количество адениновых нуклеотидов в молекулах любой ДНК всегда равно количеству тиминовых, а количество гуаниновых нуклеотидов — количеству цитозиновых. Эти данные говорят о том, что в составе ДНК нуклеотиды встречаются парами.

Джеймсу Д. Уотсону и Френсису Х. С. Крику (биохимикам из Кембриджского университета в Англии) удалось подобрать ключ к тайне ДНК, сведя воедино две группы фактов. В 1953 г. они создали модель молекулы ДНК, при построении которой использовали все накопленные к тому времени данные. В 1962 г. за эти исследования Уотсон, Крик, а также и Уилкинс были удостоены Нобелевской премии по медицине и физиологии. Выполненная ими работа лежит в основе современной генетики.

Давайте рассмотрим предложенную ими модель строения молекулы ДНК, построенную на основании результатов экспериментов.

7—12. Модель молекулы. Что мы подразумеваем под «моделью молекулы»? Вообще говоря, модель молекулы чем-то похожа на модели самолетов, кораблей или автомобилей. Так, модель атомной подводной лодки является довольно точ-



7—17. Фотография рентгенограммы ДНК.

ной копией настоящего корабля, за тем лишь исключением, что она гораздо меньше. Эта модель позволяет нам познакомиться с конструкцией лодки и работой ее механизмов.

Точно так же модели молекул позволяют нам понять их строение. Мы не можем прямо наблюдать реальные молекулы, так как они слишком малы, чтобы рассматривать их невооруженным глазом или при помощи большинства типов микроскопов. Мы можем сфотографировать молекулы ДНК, используя электронный микроскоп, однако даже эти снимки (рис. 7—18) ничего не говорят нам о том, как расположены в них отдельные атомы, хотя мы получаем при этом некоторое представление о длине и диаметре таких молекул.

Модель подводной лодки меньше настоящей лодки, а модель молекулы, напротив, гораздо больше существующей в клетках молекулы. Мы строим эту модель, используя различные косвенные данные о молекуле и основываясь на ее химических свойствах.

Научная модель является гипотетической конструкцией, основанной на наиболее надежных экспериментальных данных. Она позволяет нам увидеть и понять характер молекулярных связей. Модель молекулы ДНК, предложенная Уотсоном и Криком, позволила ученым понять ее строение.

7—13. «Лестница» ДНК. Первая работа Уотсона и Крика, описывающая строение модели ДНК, появилась в 1953 г. Основываясь на данных Уилкинса, полученных методом рентгеноструктурного анализа, Уотсон и Крик пришли к выводу, что молекула ДНК состоит из двух цепей, закрученных друг вокруг друга и образующих

двойную спираль. Вот что они писали о своей гипотетической модели: «Мы предлагаем принципиально новую структуру... дезоксирибонуклеиновой кислоты. Она образована двумя спиральными цепями, закрученными вокруг одной и той же оси...»

Двойная спираль похожа на двойную пружину. Чтобы понять это, представьте себе лестницу вроде той, что изображена на рисунке 7—19. У этой весьма непрактичной лестницы гибкие перила, изображенные синим и серым цветом. Нижняя часть лестницы жестко закреплена и двигаться не может. Закручивая верх лестницы, мы получаем двойную спираль.

Продолжая использовать эту аналогию, уточним, что перила этой лестницы построены из фосфатов и дезоксирибозы нуклеотидов, а перекладины — из пуринов и пиримидинов. Соединяясь в цепи, пуриновые и пиримидиновые основания образуют пары, причем основание одной из цепей образует водородные связи с основанием другой цепи и оба они располагаются друг против друга. Образование связей возможно только в том случае, если одним партнером является пурин, а другим — пиримидин... Пары образуются из аденина (пурин) и тимина (пиримидин) или гуанина (пурин) и цитозина (пиримидин)... Другими словами, если в одной из цепей стоит аденин, то его «партнером» по паре из другой цепи

должен быть, в соответствии с нашим предположением, тимин; то же справедливо для гуанина и цитозина.

Эти же исследователи описали модель ДНК. Каждая ступенька лестницы должна состоять из пурина, связанного с пиримидином. Аденин всегда образует пару только с тимином, а гуанин — только с цитозином. При этом связь между основаниями осуществляется за счет слабых химических связей, называемых **водородными**. Эти связи образуются между атомами водорода и некоторыми более крупными атомами, например атомами азота и кислорода. На рисунке 7—20 показано, каким образом происходит взаимодействие цитозина с гуанином и возникновение водородных связей между этими основаниями.

На рисунке 7—21 вы снова видите нашу лестницу, превращенную в модель ДНК согласно гипотезе Уотсона и Крика. Для такой модели молекулы ДНК характерны следующие черты:

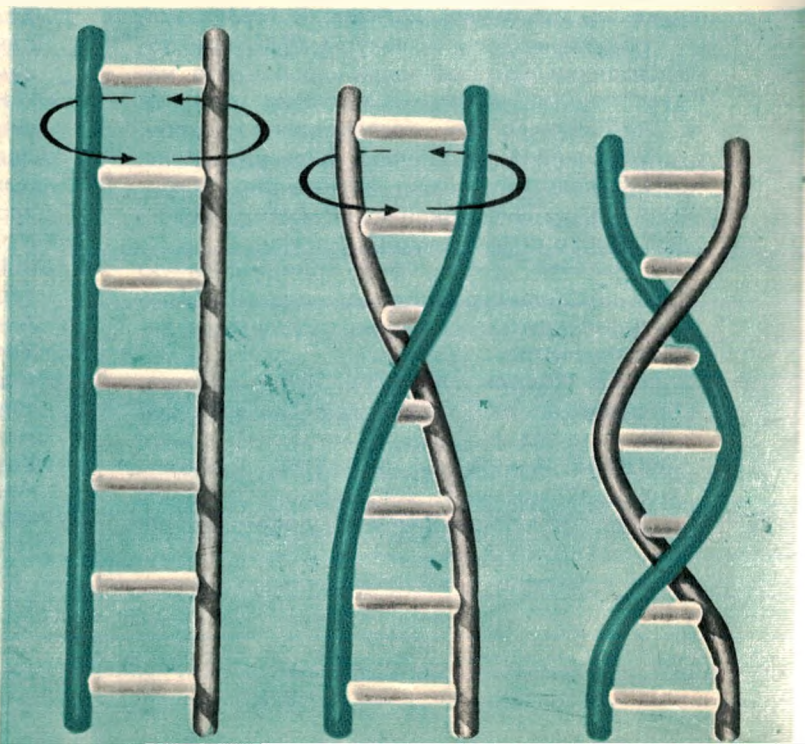
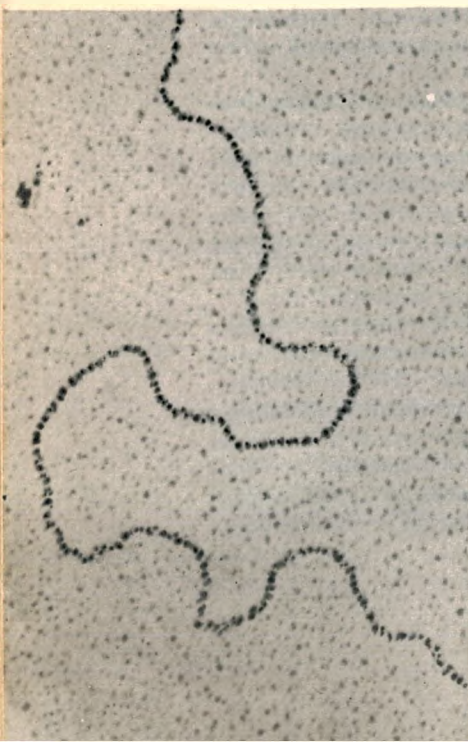
молекула состоит из двух тяжей, закрученных один вокруг другого и образующих двойную спираль;

каждый тяж представляет собой цепь, звеньями которой являются нуклеотиды; в состав каждого нуклеотида входят фосфат, дезоксирибоза и азотистое основание (пурин или пиримидин);

нуклеотиды каждого тяжа связаны между собой через фосфатные группы;

7—18. «Портрет» ДНК, сделанный при помощи электронного микроскопа.

7—19. Двойная спираль образуется при скручивании «лестницы» с гибкими перилами.



связь между тяжами осуществляется за счет слабых водородных связей между пуринами и их «партнерами» — пиримидинами.

Сама по себе водородная связь довольно слаба, но между пуринами и пиримидинами двух противоположащих тяжей любой молекулы ДНК образуются тысячи таких связей. В начале этой главы приведена фотография большой модели молекулы ДНК, построенной согласно гипотезе Уотсона и Крика.

7—14. О пользе модели. Мерой ценности научной модели может быть ее роль в решении научных проблем. Проблема самоудвоения молекул ДНК, в результате которого дочерние клетки получают ДНК, присущую родительской клетке, являлась как раз одной из таких нерешенных проблем.

Модель Уотсона — Крика оказалась исключительно полезной при исследовании этого вопроса, так как на ее основе может быть предложен удивительный по своей простоте механизм самоудвоения молекул ДНК, основанный на различиях в величине молекул пуринов и пиримидинов. Вследствие этих различий и того, что водородные связи имеют относительно небольшую длину, аденин может образовывать пару только с тимином, а гуанин — с цитозином (см. рис. 7—21). На модели в каждой ДНК общее количество аденинов должно точно соответствовать количеству тимinov, а число гуанинов — числу цитозинов. Существование такой зависимости доказано опытным путем.

Для обозначения нуклеотидов воспользуемся теми же символами, которые мы использовали раньше на рисунке 7—9. Если мы раскрутим небольшой участок модели молекулы ДНК и обозначим отдельные нуклеотиды их символами, то получим конструкцию, изображенную на рисунке 7—22. Обратите внимание, что изображенный на этом рисунке левый тяж характеризуется, в общем, весьма беспорядочным расположением нуклеотидов. Нуклеотиды каждого тяжа могут быть связаны друг с другом в произвольном порядке, и каждый из них может встречаться сколь угодно часто. Общее количество различных комбинаций нуклеотидов неограниченно велико. Однако если нуклеотиды одного из тяжей имеют какую-то фиксированную последовательность, то она полностью определяет по-

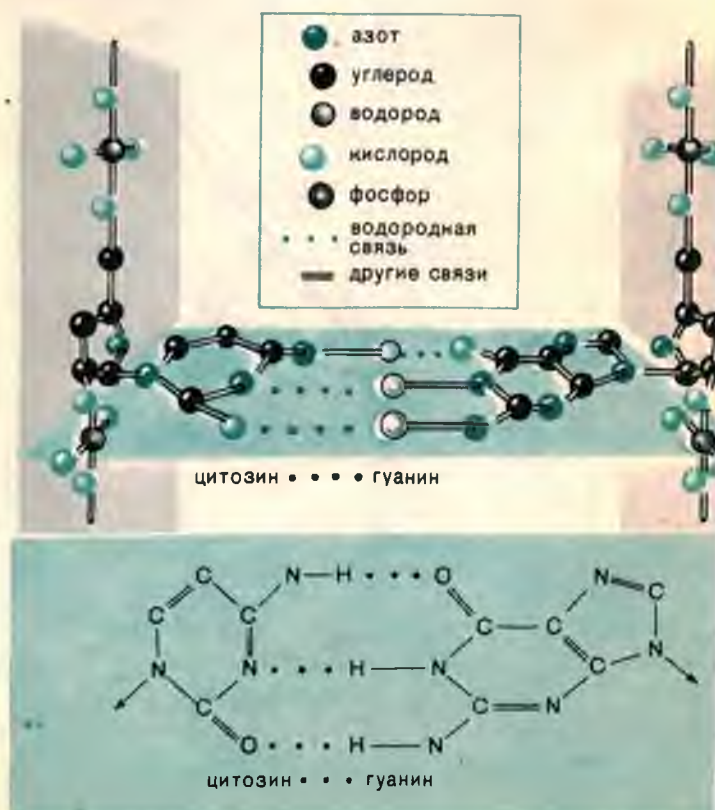
следовательность нуклеотидов в другом тяже. В соответствии с моделью, против аденина всегда должен стоять тимин, а против цитозина — гуанин.

Тщательно проведенные опыты позволили установить, что химическая природа и количественное содержание ДНК в одноклеточных клетках постоянны от поколения к поколению. Это означает, что количественные и качественные признаки ДНК неизменны у всех потомков родительских клеток. Если модель пригодна для объяснения процесса самоудвоения молекул ДНК, то она должна обеспечивать выполнение этих требований. Представьте себе, что система слабых водородных связей, соединяющая вместе две половинки молекулы ДНК, чем-то напоминает застежку-молнию. Начиная с какого-то конца молекулы, мы можем последовательно «отстегнуть» пури́н от соответствующего ему пиримидина. В результате этого на концах цепей возникнут неспаренные пурины и пиримидины.

Среди сырьевых запасов клетки всегда имеются разные нуклеотиды. При «расстегивании» спирали к отдельным ее нуклеотидам начнут присоединяться новые, соответствующие этим участкам ДНК, нуклеотиды, а все прочие присоединяться не будут. Так, к адениновому нуклеотиду

93

7—20. Схематическое изображение одной из ступенек «лестницы» ДНК. Видно, как происходит образование водородных связей между гуанином и цитозином.



сможет присоединиться только нуклеотид тимина. В то же время тиминный нуклеотид противоположной цепи присоединит к себе адениновый нуклеотид, в результате чего будет происходить достройка спиралей (рис. 7—23).

Именно так происходит постепенное расплетение двойной спирали по всей ее длине, и новые нуклеотиды, способные образовывать связи с нуклеотидами цепей, включаются в состав молекулы (рис. 7—24).

К моменту, когда этот процесс доходит до конца цепи, происходит разделение

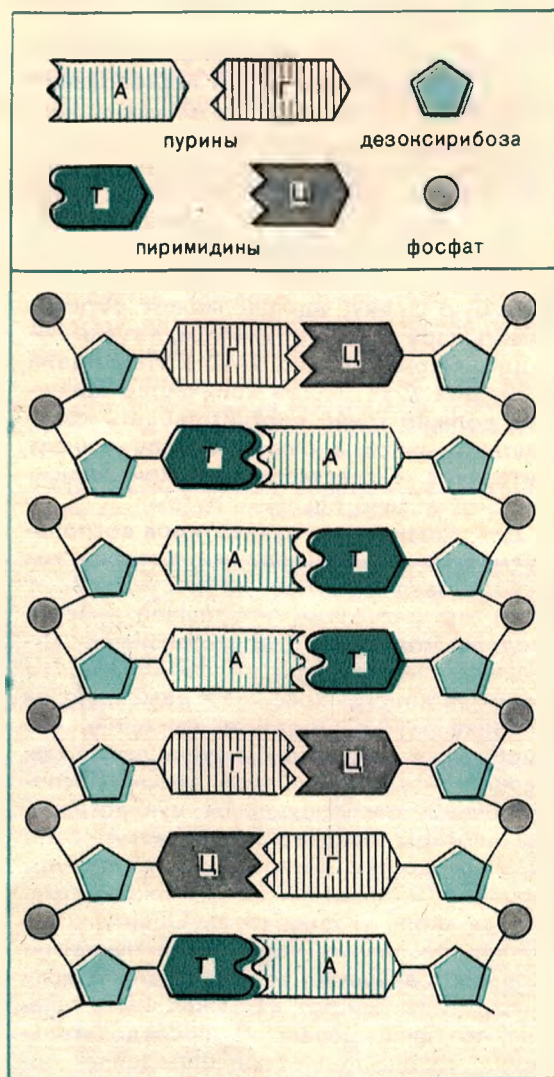
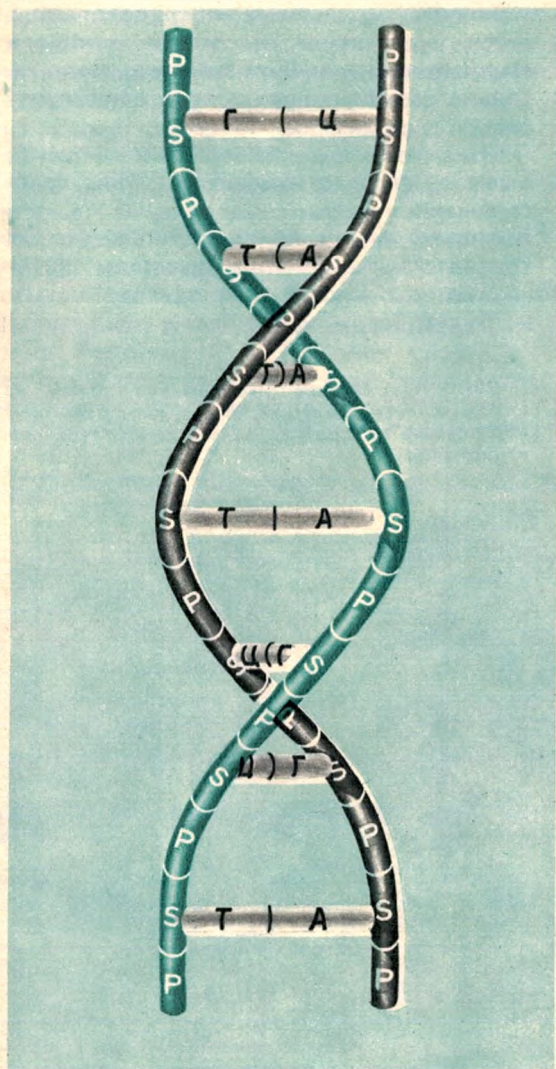
двух тяжей исходной молекулы ДНК, причем каждый из них успевает к этому времени вместо утерянного партнера построить против себя его точную копию (рис. 7—25).

7—15. Испытание модели. Уотсон и Крик отмечали, что из предлагаемого ими принципа образования специфических пар непосредственно следует и возможный механизм копирования генетического материала. Попробуем теперь выяснить, можно ли, используя модель, объяснить механизм точного удвоения молекулы ДНК.

7—21. Согласно модели Уотсона — Крика, молекула ДНК имеет форму винтовой лестницы.

7—22. Схематическое изображение части молекулы ДНК. Для облегчения понимания спираль раскручена.

94

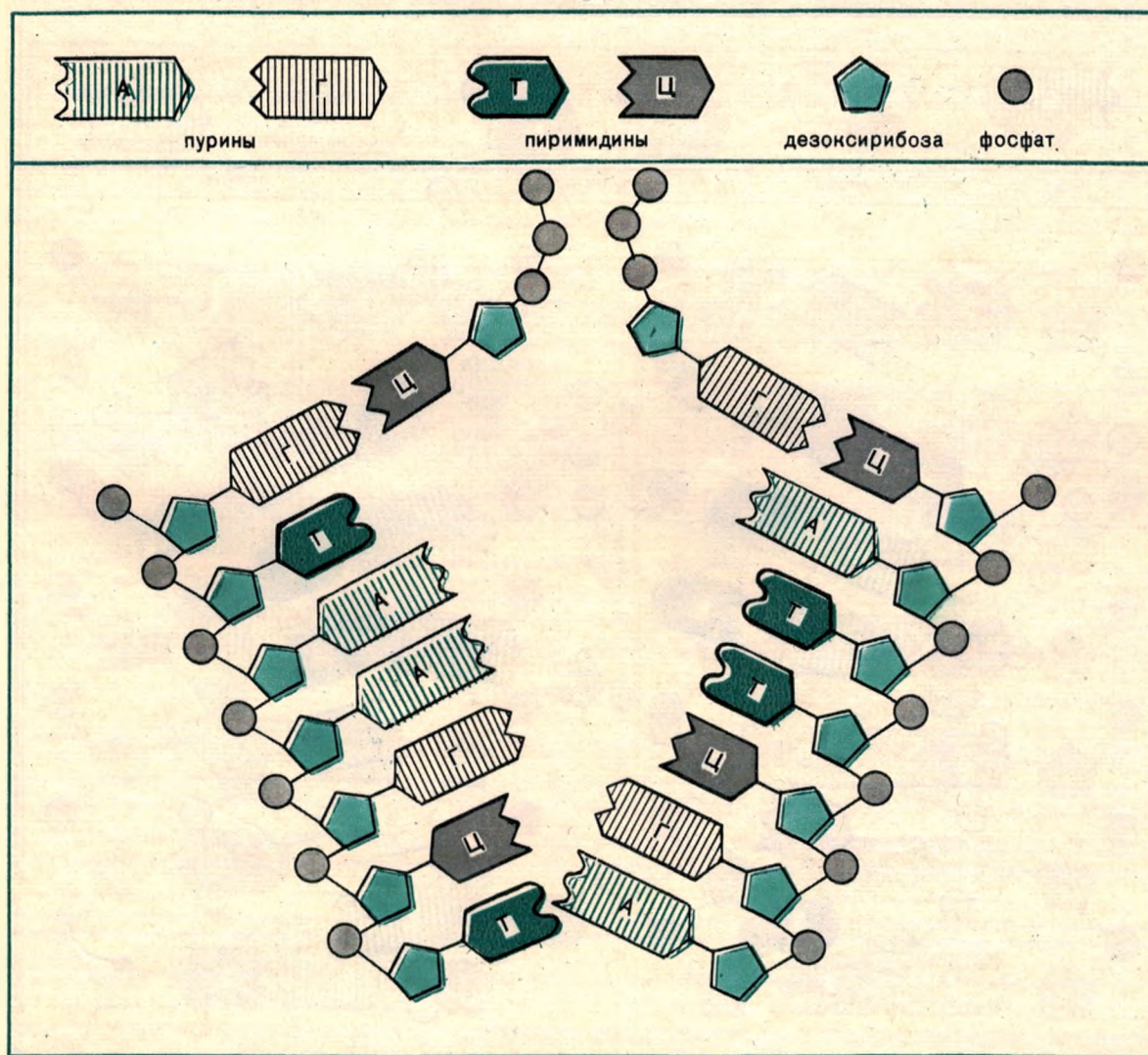


Оказалось, что при помощи этой модели мы действительно можем понять механизм образования двух двуцепоччатых молекул из одной. Сравните рисунки 7—22 и 7—23, и вы убедитесь, что вновь синтезированные молекулы полностью идентичны исходной молекуле. Видно, что молекула ДНК действительно синтезировала свою копию. Можно считать, что модель выдержала испытание, так как с ее помощью мы смогли объяснить, каким образом может осуществляться точное копирование гигантских молекул, обладающих сложной структурой. Если такой

механизм синтеза действительно используется клеткой, то любая клетка потомства получает от родительской клетки копию ее наследственного материала.

● Данные о физическом строении и химических свойствах ДНК позволили Уотсону и Крику создать модель ее молекулы. При помощи этой модели нетрудно понять, почему количественный и качественный признаки ДНК сохраняются такими неизменными при смене поколений у любого вида живых существ.

7—23. При расхождении двух тяжёлых молекул ДНК к соответствующим местам присоединяются нуклеотиды, несущие богатые энергией фосфатные группы.



◆ Проверьте себя

1. Какая молекула связывается с цитозиновым нуклеотидом молекулы ДНК при ее самоудвоении? 2. Что такое спираль? Приведите примеры из практики. 3. Какие научные данные были использованы Уотсоном и Криком при создании модели молекулы ДНК? 4. Из каких соединений построены перила лестницы ДНК? 5. Что такое водородные связи? Какова их роль в объяснении модели Уотсона — Крика?

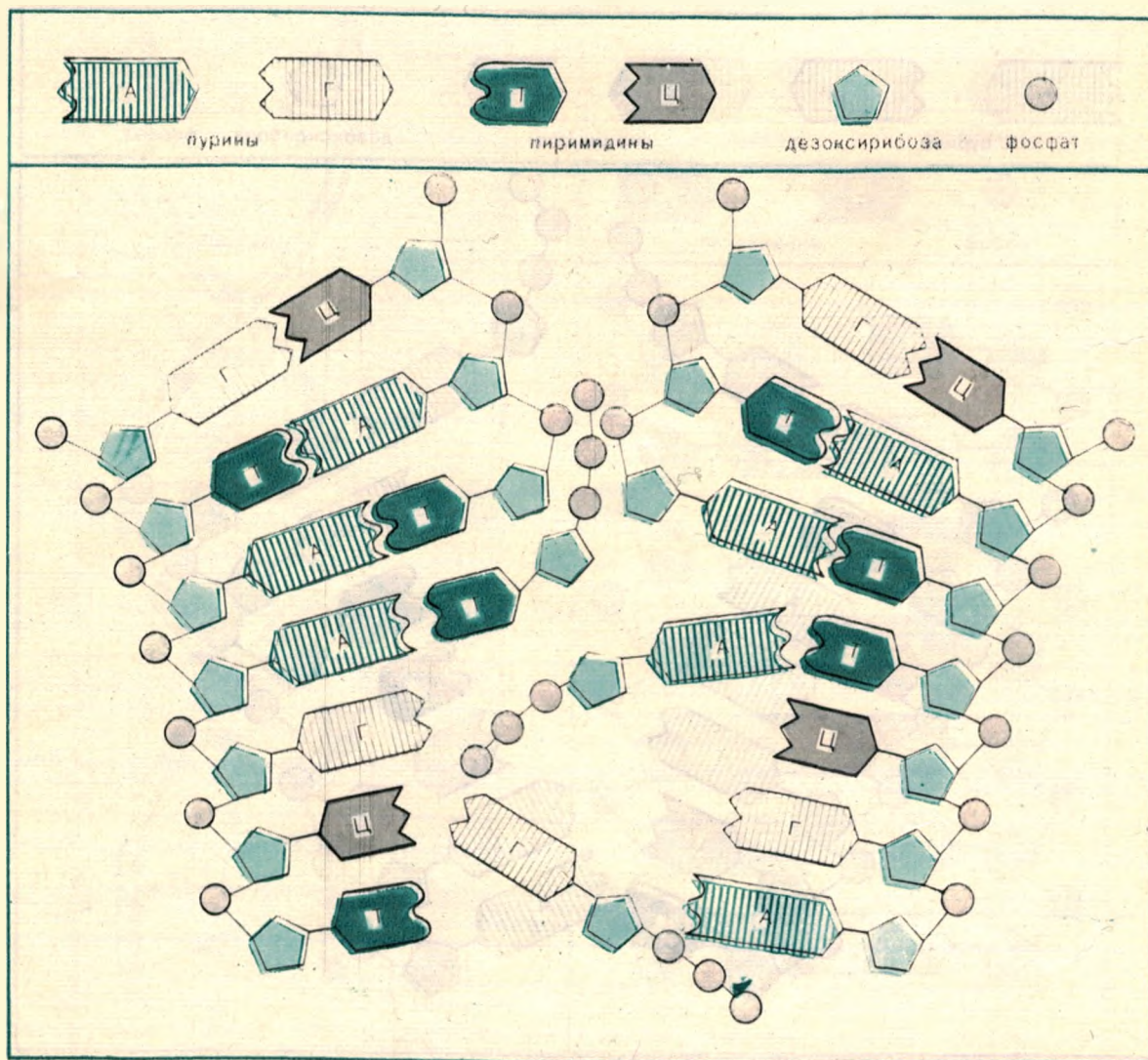
КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Выработка способности к точному делению была, видимо, одним из важнейших достижений примитивных гетеротро-

фов. Важнейшую роль в этом процессе стали играть нуклеиновые кислоты, выполняющие в клетках две важнейшие функции: они могут управлять жизнедеятельностью клеток и обладать способностью к самовоспроизведению. Эти вещества взяли на себя роль молекул — руководителей клеток и стали обеспечивать генетическую преемственность между поколениями организмов.

Нуклеиновые кислоты построены из несложного набора более простых молекул — нуклеотидов. Каждый из нуклеотидов РНК или ДНК состоит из фосфата, сахара и содержащей азот молекулы. На

7—24. Два новых тяжа молекулы ДНК комплекторно разделяются, и новые нуклеотиды начинают удваиваться.



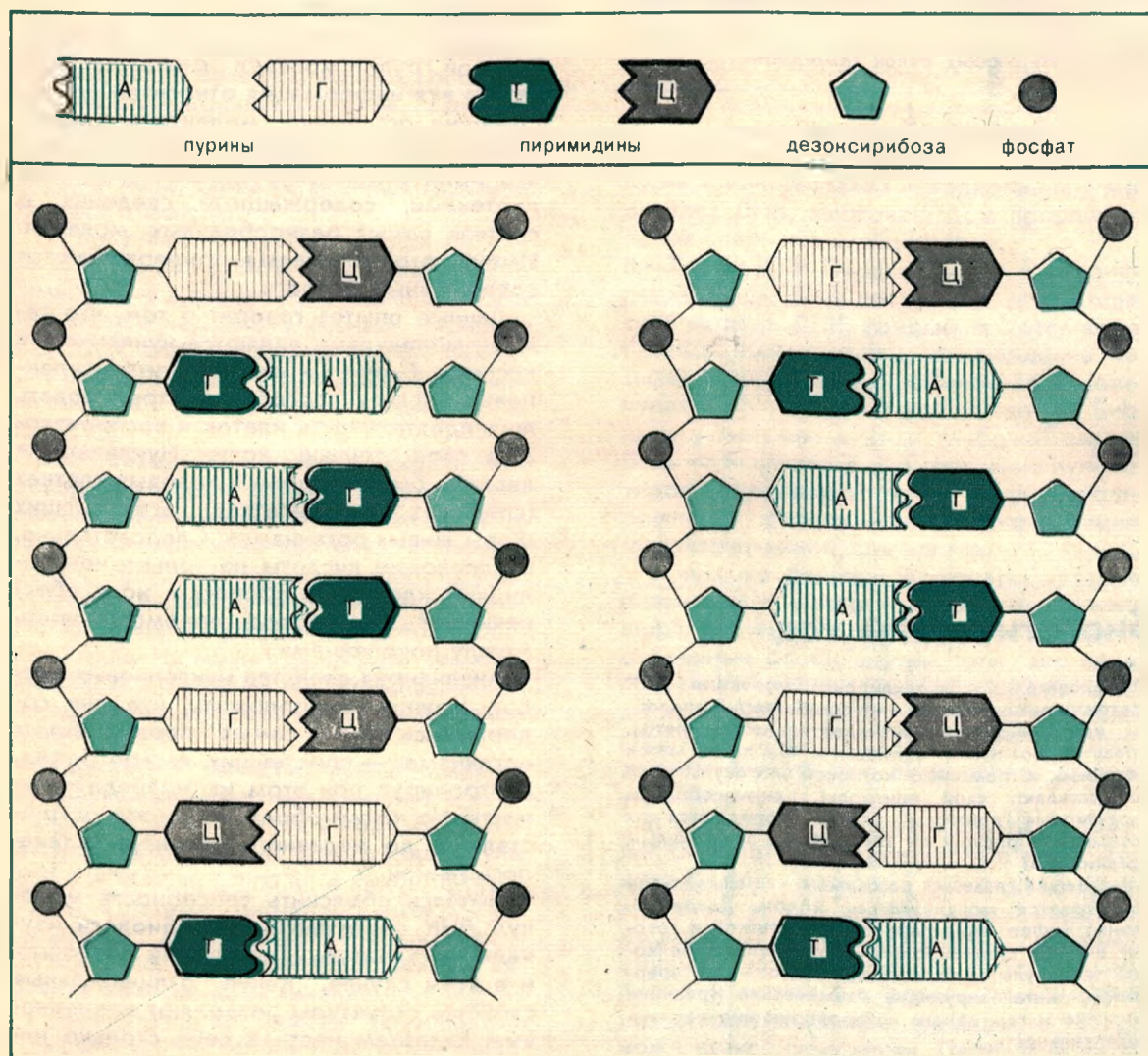
основании модели строения такой молекулы, предложенной Уотсоном и Криком, можно представить себе механизм точного самоудвоения молекул ДНК.

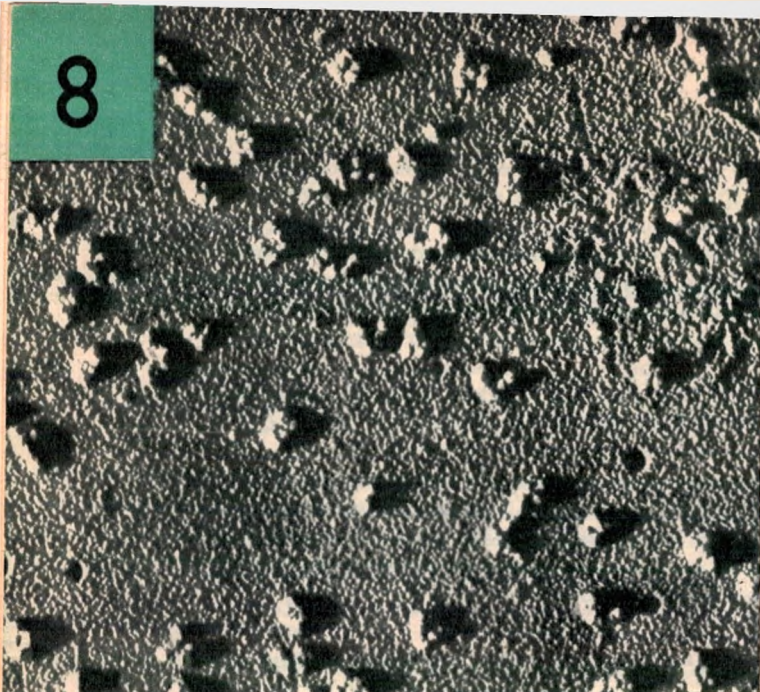
Согласно этой модели, структура молекулы ДНК напоминает лестницу. Лестница эта скручена таким образом, что ее перила образуют своеобразную двойную спираль. Каждая из ступенек лестницы соответствует паре пурин — пиримидин. При самовоспроизведении молекул ДНК лестница расходится посередине каждой ступеньки. Вслед за этим строго определенные сорта нуклеотидов выстраиваются вдоль каждого тяжа. Каждая из вновь синтезируемых молекул при этом содер-

жит половинку исходной молекулы. Структуры таких молекул поэтому строго идентичны.

Первые представления о роли нуклеиновых кислот были получены в опытах с микроорганизмами. Нуклеиновые кислоты бактерий контролируют структуру и обмен соединений в клетках и могут делать это даже в чужих клетках. Вирусы способны вводить молекулы своих ДНК в некоторые клетки и использовать ресурсы пораженных клеток для собственного размножения. Поэтому нуклеиновые кислоты можно считать «молекулами-руководителями», способными управлять жизнью клеток.

7—25. Процесс самоудвоения ДНК закончен. Каждая из новых молекул полностью идентична исходной.





Электронная микрофотография (x 87 000) рибосом, синтезирующих белок гемоглобин.



98

Биологический код

Исследователи установили, что молекулы ДНК клеток пневмококков и вирусов бактерий способны контролировать жизнедеятельность клеток. Сразу же возникают вопросы: в чем заключается механизм, с помощью которого молекулы ДНК осуществляют свой контроль? Каким образом характерные признаки клеток передаются их потомкам? Присущи ли эти свойства всем живым организмам?

В настоящей главе мы расскажем, как язык жизни записывается молекулярным кодом. Закодированная информация переводится клеткой и говорит ей, как синтезировать определенные белковые молекулы. Большинство белков — это ферменты, катализирующие химические реакции в клетке и тем самым контролирующие ее жизнедеятельность.

Язык жизни

8—1. Каким образом признаки клетки передаются по наследству? Размножаясь, живые организмы передают присущие им свойства, или признаки, потомству. Как они это делают? На этот счет существуют по меньшей мере две гипотезы. Согласно одной из них, в момент клеточного деления каждая молекула производит свою точную копию. В результате новые клетки получают все необходимые для жизни вещества и структуры. В этой гипотезе удивительное свойство самоудвоения приписывается всем видам органических молекул в клетке.

Однако до сих пор не известно ни одного случая самоудвоения сахаров, жиров, белков и большинства остальных органических молекул.

Рассмотрим теперь другую гипотезу. В одной группе молекул может заключаться вся информация относительно построения остальных молекул в клетке. Молекулы такого рода должны быть своего рода огромными справочными библиотеками, содержащими сведения о синтезе самых разнообразных молекул. Именно этой гипотезы и придерживаются современные биологи.

Данные опытов говорят о том, что такими молекулами являются нуклеиновые кислоты. Биологам известно, что нуклеиновые кислоты способны контролировать жизнедеятельность клеток и воспроизводить свои точные копии. Нуклеиновые кислоты были найдены в половых клетках (спермиях и яйцеклетках) всех высших форм живых организмов. Следовательно, нуклеиновые кислоты не только контролируют клеточные процессы, но и обеспечивают химическую преемственность между поколениями.

Анализируя свойства нуклеиновых кислот, можно предположить, что они содержались еще в самых первых живых организмах — простейших гетеротрофах, контролируя при этом их жизнедеятельность. Но каким образом они это осуществляли, до недавнего времени оставалось тайной.

Пытаясь объяснить способность молекул ДНК самоудваиваться, биологи изучали их структуру. Так же они поступили и в этом случае. Какие отличительные свойства структуры позволяют нуклеиновым кислотам нести в себе столько ин-

формации? Способны ли они служить центром распоряжений для клетки? И не могут ли эти распоряжения записываться каким-то кодом?

Допустим, что могут.

Предположение 11. В химической структуре нуклеиновых кислот закодирована информация, контролирующая жизнедеятельность клеток.

8—2. Символы кода. Код — это система символов для перевода одной формы информации в другую. Примером кода, изобретенного человеком, может служить письменность. С помощью небольшого числа символов люди получили возможность передавать друг другу свои мысли и опыт.

Код английского языка, например, состоит из 26 символов — букв алфавита. Располагая 26 буквами, можно составить бесконечное количество слов, написать множество книг. И тем не менее для человека, не знающего конкретно этой системы кода, слова на английском языке не имеют смысла.

На рисунке 8—1 изображен пример кода. Код может состоять из любого числа символов, а одни и те же символы используются нередко в разных системах кода. Так, алфавит других языков содержит иногда больше или меньше букв, чем английский (в гавайском, например, их всего 12).

Вам приходилось, наверно, видеть перфокарты, которые используются в современных вычислительных машинах. Они похожи на почтовые карточки. В перфокартах пробиты круглые или прямоугольные дырочки, число и расположение которых и представляет собой символы кода. Их может разобрать человек, знакомый с кодом, но предназначены они для раскодирования особыми машинами.

Существуют вычислительные машины, использующие всего два символа.

Сколько же символов в коде ДНК? Несмотря на большую длину, молекулы ДНК построены всего из 4 видов нуклеотидов. Поэтому биологи считают, что «алфавит» ДНК состоит только из 4 «букв». И на этом четырехбуквенном алфавите написан язык жизни!

Преемственность между поколениями у высших форм организмов обеспечива-



8—1. Код — это система символов, позволяющая переводить информацию из одной формы в другую.

ют половые клетки. Следовательно, вся информация для создания организмов курицы или человека закодирована в молекулах ДНК, заключенных в крошечных ядрах спермиев и яйцеклеток.

8—3. Код ДНК. Первым шагом к расшифровке кода ДНК послужила гипотетическая модель ДНК, созданная Уотсоном и Криком. Как известно, соотношение четырех нуклеотидов не одинаково в молекулах ДНК разного происхождения. Биологи усмотрели в этом глубокий смысл. Ведь не исключено, что сочетание нуклеотидов представляет своего рода «закодированное слово» — часть информации, предназначенной для клетки.

В чем же должна заключаться эта информация? Биологи знают, что разные виды растений и животных (а иногда и отдельные особи внутри того же вида) содержат определенные, присущие только им белки. Таким образом, наиболее вероятная информация, посылаемая ДНК, должна звучать так: «Изготовить данный вид белка».

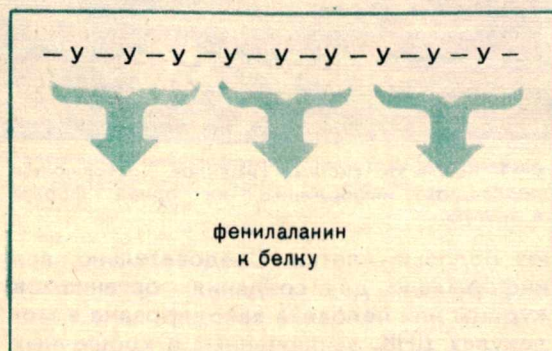
В организме каждого человека содержатся некоторые характерные лишь для него белки. Подобная индивидуальность проявляется при хирургической пересадке кожи от одного организма другому. «Чужая» кожа со своими собственными белками вступает с организмом «хозяина» в нежелательные реакции, и тогда кожа не «приживается». Пересадка кожи

КОД:

М = А
К = Ж
Д = И
Я = М
Г = П
О = Т
Т = Е
Ш = З
Е = Н
И = С
С = Д
А = И
Е = Л
Р = О
Л = Я

АЛФАВИТ ДНК	АЛФАВИТ РНК
А (Аденин)	А (Аденин)
Ц (Цитозин)	Ц (Цитозин)
Г (Гуанин)	Г (Гуанин)
Т (Тимин)	У (Урацил)

8—2. «Алфавиты» ДНК и РНК состоят из 4 букв.



100

8—3. Каждая тройка урациловых нуклеотидов определяет присоединение одной молекулы фенилаланина к синтезируемому белку.

8—4. Буквы алфавита ДНК переводятся в буквы РНК.

нуклеотид ДНК	нуклеотид РНК
аденин	урацил
тимин	аденин
гуанин	цитозин
цитозин	гуанин

от одного организма к другому возможна только у однояйцевых близнецов. Теперь нам уже ясно почему. Однояйцевые близнецы происходят от одной и той же оплодотворенной яйцеклетки и обладают, следовательно, одинаковой наследственностью. Иными словами, в них содержатся одинаковые молекулы ДНК с закодированной информацией о синтезе белков определенного рода. Поэтому кожа, пересаженная от одного однояйцевого близнеца другому, прекрасно приживается.

Белки построены из более простых молекул, называемых аминокислотами (см. главу 5). Поэтому информация от молекул ДНК должна быть передана скорее всего в таком виде: «Поместить данную аминокислоту в определенное место полипептидной цепи, чтобы получить нужный белок».

Сколько понадобится нуклеотидов ДНК, чтобы закодировать одну аминокислоту? Информация должна быть четкой, иначе клетка перепутает одну аминокислоту с другой. Известно 20 аминокислот, значит, столько же потребуется и «единиц информации» — по одной для каждой аминокислоты. Если бы аминокислота кодировалась всего одним нуклеотидом, то это удалось бы сделать лишь для 4 аминокислот — по числу нуклеотидов: аденин (А), тимин (Т), цитозин (Ц) и гуанин (Г).

Ясно, что четырех букв недостаточно для кодирования 20 аминокислот и нужны более сложные «слова». Ну, а если кодировать каждую аминокислоту парой нуклеотидов? Нам удастся тогда охватить 16 аминокислот с помощью 16 «слов»: АА, АТ, АЦ, АГ, ТА, ТЦ, ТГ, ТТ, СА, СТ, ЦА, ЦТ, ЦГ, ГА, ГТ, ГЦ, ГГ. Опять недостаточно!

Итак, для того чтобы закодировать все 20 аминокислот, требуются группы по меньшей мере из трех нуклеотидов. Из 3 нуклеотидов можно одновременно получить 64 сочетания. Это даже больше, чем надо. Не исключено, что частью из них зашифрована иная информация, например сигнал: «Пора приступить к производству той или иной белковой молекулы».

8—4. Расшифровка кода. Одной из самых замечательных глав в истории экспериментальной биологии можно назвать работу биологов и химиков по расшиф-

ровке биологического кода. Ученые сумели понять смысл слов, составленных из нуклеотидного алфавита. Они работали с нуклеиновой кислотой — РНК. Поскольку РНК очень похожа на ДНК, то ученые рассудили, что, расшифровав код РНК, они тем самым поймут и код ДНК (рис. 8—2).

Первый шаг к достижению этой цели сделал Северо Очоа из Нью-Йоркского университета, ныне лауреат Нобелевской премии, который открыл новый важный фермент. Он доказал, что этот фермент связывает нуклеотиды РНК в цепи, после чего с помощью этого фермента группа биохимиков из Национального института здравоохранения в Бетезде (штат Мериленд) стала синтезировать особые молекулы РНК. Если добавить такую РНК к смеси аминокислот и других необходимых компонентов, то в ней начнется синтез белка. Биохимикам было известно, что каждая РНК со специфической информацией синтезирует определенный белок. Установив вид белка, образуемый данной молекулой РНК, они узнали бы информацию, содержащуюся в этой РНК.

В первом удачном опыте с ферментом биохимики приготовили цепь РНК, построенную всего из одного (урацилового) нуклеотида (У). Эту «изготовленную на заказ» цепь урациловых нуклеотидов (-У-У-У-У-У-У-У-) они добавили затем к смеси всех 20 аминокислот. После завершения химической реакции они анализировали аминокислотный состав белка. Оказалось, что весь белок был построен только из одной («выбранной» из смеси при помощи РНК) аминокислоты — фенилаланина.

Как вы помните, биохимики теоретически рассчитали, что каждая аминокислота должна кодироваться тремя нуклеотидами. Значит, последовательность трех урациловых нуклеотидов (-У-У-У-) означает: присоединить одну молекулу фенилаланина к другим аминокислотам. Каждая тройка урациловых нуклеотидов в цепи РНК будет содержать информацию для присоединения еще одной молекулы той же самой аминокислоты (рис. 8—3). А что же этот вывод говорит нам о коде ДНК?

Алфавиты РНК и ДНК очень похожи: оба они состоят из 4 букв. Более того, три буквы из четырех совпадают и представляют собой азотсодержащие основа-

ния: аденин, цитозин и гуанин. Но и четвертые буквы (урацил в РНК и тимин в ДНК) немногим различаются между собой.

Согласно современным представлениям, информация, заложенная в ДНК, переводится на язык РНК. Это происходит при синтезе новых молекул РНК на матрице ДНК в клеточном ядре, в ходе которого осуществляется та же «пригонка» нуклеотидов, что и при самоудвоении ДНК (см. главу 7). Вследствие особенностей строения нуклеотидных молекул А (аденин) ДНК переводится в У (урацил) РНК, Ц (цитозин) ДНК — в Г (гуанин) РНК и т. д. (рис. 8—4).

В описанном выше опыте изготовленная «на заказ» цепь РНК состояла из последовательно соединенных урациловых нуклеотидов. В клетке каждый урациловый нуклеотид (У) РНК синтезируется на матрице аденинового нуклеотида (А) ДНК. Каждая тройка адениновых нуклеотидов ДНК соответствует тройке урациловых нуклеотидов РНК. Следовательно, кодирующее слово РНК (-У-У-У-) — это перевод кодирующего слова ДНК (-А-А-А-). Кодирующее слово приказывает клетке присоединить еще одну молекулу аминокислоты фенилаланина к синтезируемому белку.

После этого опыта не представляло особой трудности расшифровать биологический код и для остальных аминокислот. Группа биохимиков в лаборатории Очоа, а также ряд других исследователей синтезировали молекулы РНК с заданной нуклеотидной последовательностью и добавляли их к смеси из двадцати аминокислот, после чего определяли аминокислотный состав синтезированного белка.

На рисунке 8—5 изображено несколько кодирующих слов для ряда аминокислот (по данным 1961 г.). В этих словах возможны «описки», поскольку порядок букв в каждом слове до сих пор не ясен¹.

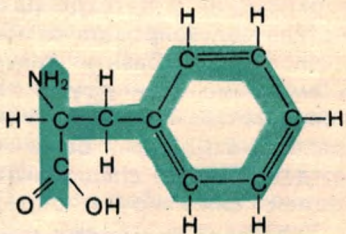
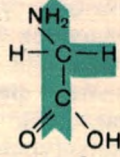
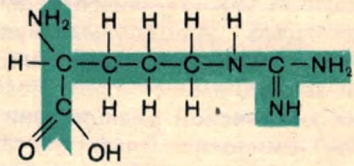
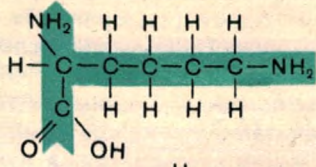
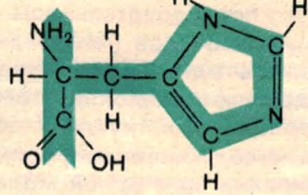
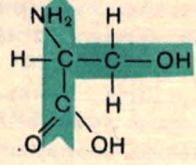
Код жизни одинаков, по-видимому, для всех изученных организмов, что служит лишним доказательством общего происхождения жизни и взаимосвязи между организмами. Очевидно, простейшие гетеротрофы контролировались теми же кодирующими словами. В процессе эволюции из этих слов создавалась различ-

¹ Недавно биохимики завершили работу по расшифровке всех кодов слов. (П р и м. р е д.)

ная информация, которая в свою очередь обеспечивала синтез разнообразных белков. Миллионы лет естественного отбора оставили только те организмы, информация которых позволяла синтезировать наиболее эффективные белки.

● При клеточном делении признаки передаются потомкам с помощью биологического кода. Биохимики достигли выдающихся успехов в расшифровке кода жизни. Согласно их представлениям, символами кода служат 4 нуклео-

8—5. В таблице приведены кодирующие слова ДНК и РНК для некоторых аминокислот.

НОДИРУЮЩЕЕ СЛОВО ДНК (ядро)	НОДИРУЮЩЕЕ СЛОВО РНК (цитоплазма)	АМИНОКИСЛОТА, ВХОДЯЩАЯ В СОСТАВ БЕЛКА
AAA	ууу	Фенилаланин 
АЦЦ	ГГУ	Глицин 
АГЦ	ГЦУ	Аргинин 
АТТ	ААУ	Лизин 
АТГ	ЦАУ	Гистидин 
ААГ	ЦУУ	Серин 

тида нуклеиновых кислот. Группируя по-разному 3 нуклеотида, можно получить 64 сочетания. Этого более чем достаточно для кодирования 20 аминокислот. При синтезе белковой молекулы клетка получает информацию присоединить данную аминокислоту в определенное место аминокислотной цепи. Поскольку код одинаков для всех организмов, можно сделать вывод: он возник еще у простейших гетеротрофов.

◆ Проверьте себя

1. Что такое код? 2. Из скольких символов построен код: а) английского языка? б) русского языка? в) «языка» ДНК? г) «языка» РНК? 3. Когда клетка передает потомкам свои признаки? 4. Какая информация (например) может заключаться в РНК? 5. Как биохимикам удалось установить взаимосвязь между аминокислотой и кодирующей ее тройкой нуклеотидов?

Образование белковых молекул

8—5. ДНК и РНК клетки тесно связаны. Мы уже убедились в сходстве между ними. Что же еще известно о РНК биологам? РНК содержится во всех изученных клетках, но в разных количествах. Клетки с высоким содержанием РНК активно синтезируют белок. Например, органы высших животных, выделяющие пищеварительные ферменты, образуют очень много белка. В клетках этих органов было обнаружено большое количество РНК. Железы шелковичного червя отличаются поразительно высоким содержанием РНК, и как раз эти железы образуют белки шелка. Очевидно, РНК играет важную роль в белковом синтезе.

В предыдущем разделе главы мы рассказали о том, как биохимикам удалось расшифровать биологический код, записанный в РНК. Какая же существует связь между зависящим от РНК синтезом белка и клеточной ДНК?

По мнению биологов, первичная клеточная информация закодирована в ДНК ядра. Несмотря на богатство хранящейся в ней всеобъемлющей информации, ДНК не способна принимать непосредственное участие во многих химических реакциях клетки. И очень просто понять почему. У большинства клеток ДНК расположена в ядре, а почти все клеточные реакции осуществляются в цитоплазме, и поэтому действие ДНК должно быть косвенным.

Информации, закодированной в ДНК, необходимо попасть в цитоплазму, где протекают процессы жизнедеятельности клетки. Биохимикам удалось обнаружить «переносчик», который передает эту информацию в цитоплазму. Им оказалась сходная с ДНК молекула РНК.

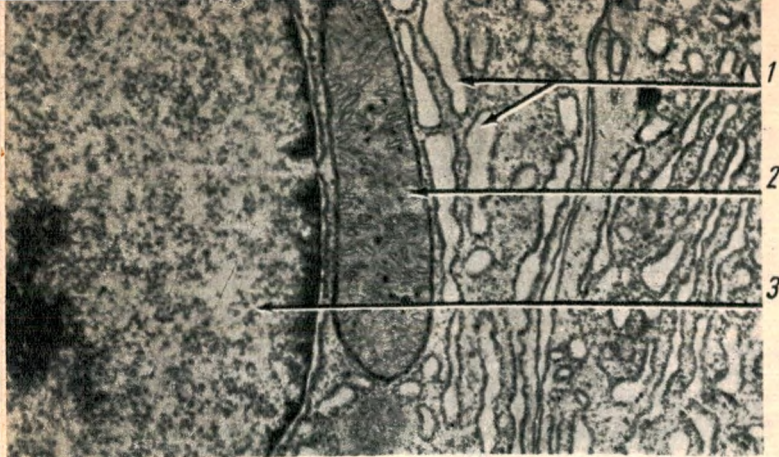
Информация, закодированная в молекулах ДНК, переписывается на язык РНК — молекулы, которая в свою очередь переносит ее в цитоплазму. Благодаря своей функции эта РНК получила название информационной. Клетка реагирует на информацию, принесенную в цитоплазму молекулами РНК. А поскольку РНК в точности кодирует информацию ДНК, то образуются соответствующие белки.

8—6. Где образуются белки? РНК, хотя и в неодинаковом количестве, содержится в цитоплазме почти всех клеток. Как правило, около 90% клеточной РНК находится в цитоплазме, а остальная часть — в ядре. Установив, что РНК участвует в синтезе белков, биологи попытались выяснить, где же именно в цитоплазме протекает этот процесс.

Разделив с помощью особых методов клетки на их компоненты, биохимики обнаружили в цитоплазме большое количество мелких гранул, так называемых **рибосом**. Они локализованы вдоль многочисленных складок внутренней системы мембран, называемой **эндоплазматическим ретикулумом** (рис. 8—6). Биохимики установили, что в рибосомах содержится большая часть клеточной РНК и что с ними связаны новообразованные белки. Кроме того, ряд опытов свидетельствовал о том, что рибосомы играют существенную роль в синтезе белков.

По современным представлениям, в акте белкового синтеза принимают участие 4 исполнителя: молекулы ДНК в ядре; молекулы РНК, поступающие из ядра в цитоплазму; рибосомы в цитоплазме; молекулы белков, образуемые клеткой. Вскоре мы узнаем, что в синтезе белков фигурирует еще один вид РНК.

8—7. Как образуются белки? Какие промежуточные ступени лежат между информацией, закодированной в молекулах ДНК, и готовым белком в цитоплазме? При помощи ряда методов биологи разобрались в этом калейдоскопе. Ниже сформулированы основные этапы синтеза белков (рис. 8—7).



8—6. Рибосомы, выстилающие складки эндоплазматического ретикулума в клетке поджелудочной железы лягушки (снято при помощи электронного микроскопа, $\times 22\,300$): 1 — полости эндоплазматического ретикулума; 2 — митохондрия; 3 — ядро.

104

1. Одна нить молекулы ДНК в ядре контролирует образование специфической РНК. При этом возникают пары соответствующих нуклеотидов: аденин ДНК соединяется с урацилом РНК, тимин ДНК — с аденином РНК, а цитозин одной нуклеиновой кислоты — с гуанином другой. Таким образом, новая молекула РНК копирует информацию ДНК.

2. Новая молекула РНК (информационная РНК) поступает в цитоплазму и связывается там с рибосомой, образуя матрицу для построения белков.

3. Более мелкие молекулы РНК («транспортные РНК») соединяются с отдельными аминокислотами в цитоплазме. Каждая аминокислота улавливается специфической транспортной РНК, которая затем встает в определенное место на информационной РНК. Последняя диктует, какие аминокислоты надо брать и в каком порядке соединять их в будущий белок.

4. Готовая молекула белка сходит с рибосомы, так же как и молекулы транспортной РНК. Молекулы транспортной РНК продолжают присоединять новые молекулы определенной аминокислоты и нести их к рибосоме.

Так под контролем ДНК образуются специфические белки. Процесс повторяется вновь и вновь, производя одинаковые молекулы белка по одному и тому же образцу. Коротко сформулировать гипотезу о взаимосвязи между ДНК и синтезом белков можно так: «ДНК делает РНК, а РНК — белок». Многие исследователи руководствовались этой гипотезой,

собирая новые сведения о роли ДНК и РНК в образовании белков.

Синтез белков в клетках современных организмов протекает, по-видимому, гораздо сложнее, чем у простейших гетеротрофов. Постепенно в процессе эволюции разнообразные белки находили в клетке новое применение. Мало-помалу, в течение миллионов лет, ДНК совершенствовала свой контроль над этапами синтеза белков и, следовательно, над всей жизнедеятельностью клетки.

8—8. Участие белков в жизнедеятельности клетки. Анализируя клетки современных организмов, биохимики находят в них самые разнообразные белки. Именно эти белки и придают клетке присущие ей свойства.

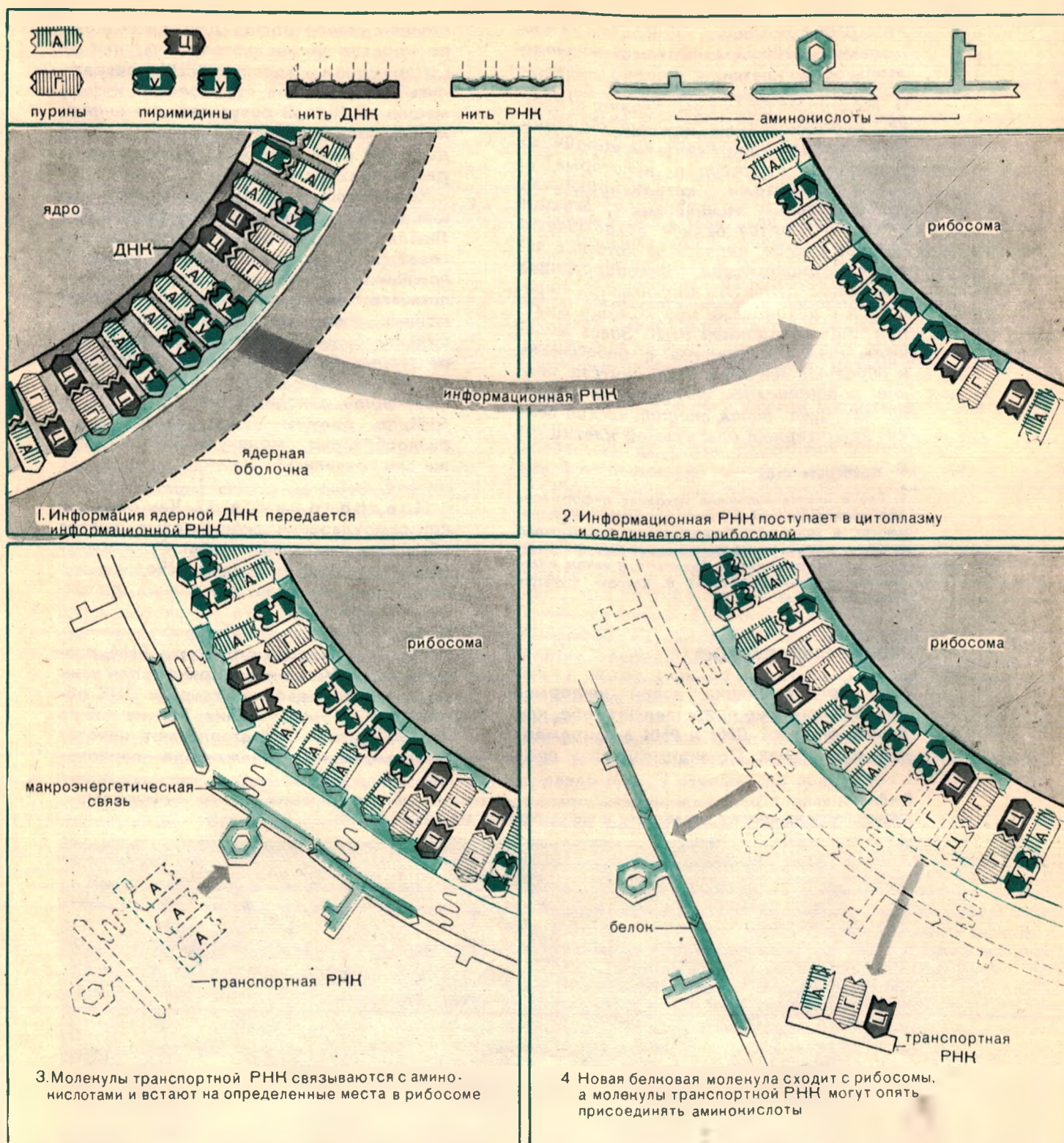
Сама структура клетки определяется заключенными в ней белками. Клеточная и ядерная мембраны построены в основном из белковых молекул. Более мелкие клеточные структуры тоже, хотя бы отчасти, состоят из белков. Даже жидкая часть цитоплазмы обладает белковой природой.

Белки участвуют не только в создании клеточной структуры. Самая важная функция белков в любой клетке — ферментативная. Как вы помните из главы 6, ферменты необходимы для большинства химических реакций в клетке, независимо от того, какие соединения участвуют в реакции.

При помощи ферментов происходит соединение молекул глюкозы в более крупные и сложные молекулы углеводов, образование жиров из их предшественников, синтез белков из аминокислот. Ферменты необходимы, следовательно, для образования самих ферментов.

Большинство ферментов в клетке катализирует разнообразные реакции, необходимые для жизни. Кроме того, в некоторых клетках ферменты после своего образования выделяются наружу. Например, у амебы ферменты поступают в пищеварительные вакуоли, где находятся мелкие захваченные организмы, которые под действием этих ферментов разлагаются на составляющие их компоненты. Затем эти частицы поступают в цитоплазму амебы и используются ею в качестве пищи.

Таким образом, функции ферментов многообразны как внутри клетки, так и снаружи ее. Синтез белков контролирует



8—7. Схематическая иллюстрация к гипотезе о синтезе молекул белков в клетках.

ется ДНК с помощью РНК. Тем самым молекулы ДНК управляют всей жизнедеятельностью клетки.

● Молекулы белков выполняют в клетке многочисленные важные функции. Они служат строительными кирпичиками клеточных структур, а некоторые из них — ферментами, катализирующими большинство химических реакций в клетке. Синтез белков складывается из ряда этапов, первым из которых является информация, закодированная в ядерной ДНК. Эта информация передается в цитоплазму при помощи молекул информационной РНК. Здесь молекулы РНК соединяются с рибосомами и образуют матрицы для синтеза белков. Аминокислоты соединяются в цепи на матрицах, давая специфические белки, характерные для каждой клетки.

◆ Проверьте себя

1. Где в клетке заложена исходная информация для синтеза белков? 2. Какие два вида РНК встречаются в клетках? В чем состоят их функции? 3. Каким образом информационная РНК становится матрицей для синтеза белков? 4. В каком месте клетки образуются белки? 5. Каковы функции белков в клетке?

106

Новая информация

8—9. Происхождение новой информации. Биологи уже представляют себе, как функционируют ДНК и РНК в современных организмах. По-видимому, и у про-

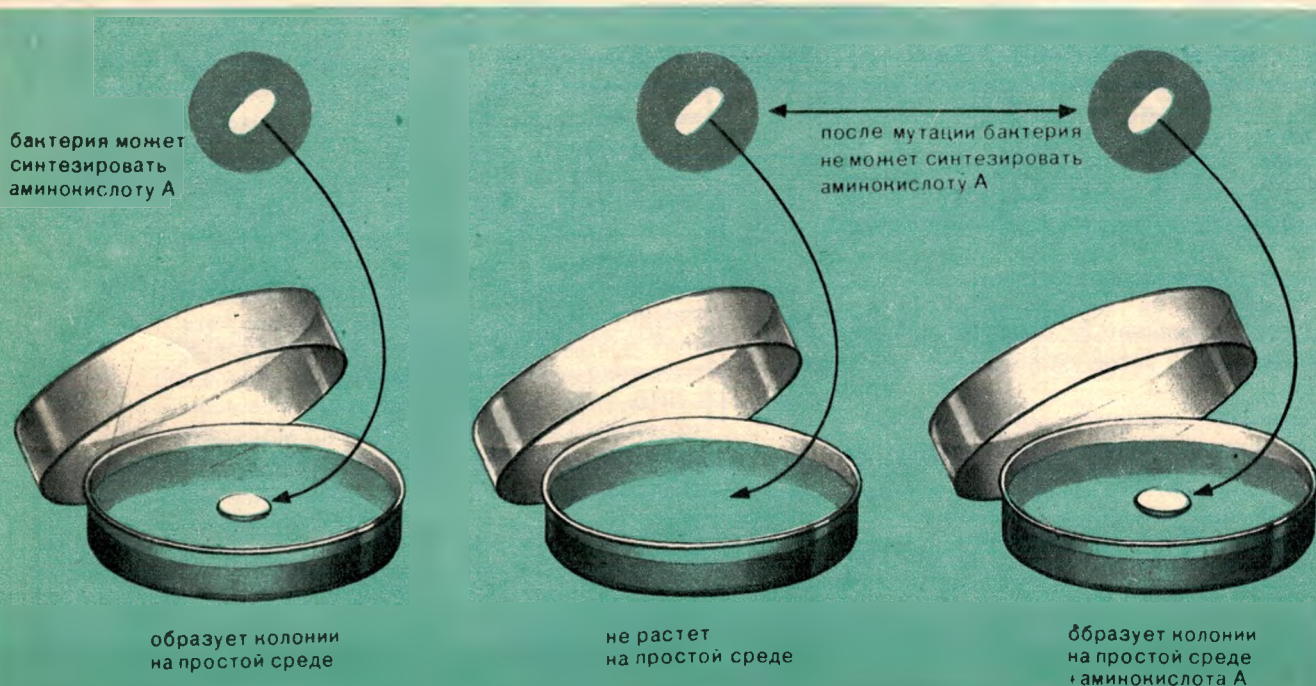
стейших гетеротрофов ДНК также контролировала жизнедеятельность клетки. Со временем молекулы РНК превратились в посредников, переносящих информацию от ДНК. В результате эта информация, пройдя через ряд этапов (см. предыдущий раздел главы), претворялась в разнообразные белки.

Количество разнообразной информации в ДНК практически неограниченно. Любая перегруппировка нуклеотидов вызывает синтез нового белка. По мере усложнения организмов их белки становились все более специфическими. Современные виды растений, животных и одноклеточных можно определять по характерным белкам их клеток. А поскольку каждая форма белка обусловлена информацией, закодированной в молекуле ДНК, то должны существовать самые разнообразные молекулы ДНК. Откуда же они появились?

Предположение 12. Как правило, при самоудвоении нуклеиновых кислот образуются их точные копии. Однако случайные мутации искажают исходную информацию, вызывая изменения клеточных процессов.

Согласно модели структуры ДНК, разработанной Уотсоном и Криком, при каждом удвоении двойной спирали ДНК образуется ее точная копия. Тем не менее иногда молекулы претерпевают некоторые изменения, искажающие первоначальную информацию.

8—8. Бактерия, в результате мутации утратившая способность синтезировать данную аминокислоту, может расти на простой среде, если к ней добавлена эта аминокислота.



чальную информацию: происходят **мутации**. Подобные нарушения структуры исходной молекулы способны вызываться самыми различными причинами: случайной перегруппировкой букв (нуклеотидов) информации, выпадением какого-либо нуклеотида при удвоении цепи ДНК либо внешним воздействием, например рентгеновскими лучами. Если из информации выпущена хоть одна буква, то может измениться весь ее смысл.

Мутации случаются редко: приблизительно в одной клетке на миллион. Однако при удвоении измененной клетки удваивается и мутация. С этого момента она закрепляется в наборе информации ДНК.

За сотни миллионов лет ДНК претерпела миллиарды миллиардов самоудвоений, в которые вкралось огромное количество мутаций. Биологи обнаружили мутации у всех изученных вирусов, бактерий, растений и животных.

8—10. Мутация влияет на жизнь клетки. Новая мутировавшая цепь ДНК может отличаться от старой лишь на один нуклеотид. Но даже столь незначительное изменение биологической информации сказывается на клетке. Пусть это будет лишь небольшое отклонение от структуры белка — фермента, но оно повлияет на активность фермента, а следовательно, и на эффективность катализируемой им реакции. В результате способность данной клетки конкурировать с другими клетками либо понизится, либо повысится. В последнем случае клетка получит преимущество в борьбе за существование по сравнению с организмами, не претерпевшими благоприятной мутации. И новая информация перейдет тогда к потомству клетки.

Легче всего изучать мутации на микроорганизмах. Многие микробы можно выращивать в пробирках на смеси простых веществ, из которых они сами синтезируют все необходимые им для жизни органические молекулы: полный набор аминокислот, витамины, сахара, жиры и белки. Что же произойдет, если такой микроорганизм подвергнется мутации?

Примером мутации у бактерий может служить утрата способности образовывать какую-либо определенную аминокислоту. Из-за такого постоянного изменения в информации ДНК бактерия не синтезирует эту аминокислоту, а значит, и определенные белки. А без белков

клетка не способна размножаться и, в конце концов, погибает. В противовес этой мутации, биологи могут добавить к питательной среде необходимую аминокислоту. Тогда бактерия будет жить и размножаться до тех пор, пока она ее получает (рис. 8—8). В другом случае, который наблюдали ученые, плесень утратила способность производить необходимый витамин. И опять-таки, если добавлять его к питательной среде, плесень будет нормально развиваться и размножаться.

Биологи культивируют подобные мутанты микроорганизмов в лабораторных условиях, давая им питательные вещества, которые те не могут синтезировать сами. Подобные штаммы получили название мутантов с измененными пищевыми потребностями. Опыты с такими мутантами микроорганизмов и более высокоорганизованными формами позволяют узнать, как функционируют обычные клетки.

Образование многочисленных органических соединений и их химические реакции зависят от разнообразных молекул ДНК, присутствующих в одной и той же клетке. Эти различные виды ДНК, выполняющие в клетке различные функции, называются генами. Генетика — это отрасль биологии, изучающая гены, их роль в клетке и передачу потомству.

8—11. Жизнь хлебной плесени. Наиболее широко используемыми в генетике объектами являются микроорганизмы. Многие одноклеточные дают потомство каждые 30 минут. Мутации одноклеточных гораздо проще изучать по сравнению с высшими организмами. Биологи имеют в своем распоряжении буквально миллионы потомков одной и той же клетки. По этим причинам микроорганизмы и стали излюбленными объектами генетических исследований, позволяющих представить себе функции генов у простейших одноклеточных.

Одним из первых одноклеточных организмов, с которыми работали генетики, была розовая плесень нейроспора. Этот гриб, часто покрывающий хлеб и другие продукты, можно культивировать в пробирке. Он нуждается в самых простых питательных веществах: разбавленной смеси солей (нитратов, сульфатов и фосфатов), сахаре и одном витамине — биотине. В пробирке с жидкой питательной средой плесень образует сначала белые переплетенные волокна, погруженные в

среду. Затем над поверхностью поднимаются на ножках пучки розовых или оранжевых спор, дающих начало новым плесневым организмам.

По данным биохимического анализа, плесень состоит из разнообразных белков, углеводов, жиров, витаминов, компонентов нуклеиновых кислот, пигментов и других соединений. Из таких простых предшественников плесень способна синтезировать многочисленные весьма сложные соединения. Эти вещества определенным образом взаимодействуют друг с другом. Каждая новая плесень похожа на своего родителя, из спор которого она развилась.

Нейроспора — довольно просто устроенный организм, однако в нем протекают сложные химические процессы, так как он способен создавать многообразные биохимические вещества из ограниченного набора простых веществ питательной среды.

108 Интересно сравнить пищевые потребности человека и нейроспоры. Для жизни человека нужны самые разнообразные вещества: углеводы, аминокислоты, жиры, витамины и соли. Человек не может обойтись без постоянного поступления с пищей сложных соединений, а плесень способна образовывать практически все необходимое для своего существования из самых простых предшественников. Повидимому, в процессе эволюции организм человека утратил способность синтезировать многие необходимые вещества, но эту способность сохранило большинство микроорганизмов. Таким образом, жизнь человека зависит от сложных соединений, которые образуют другие организмы.

8—12. Плесени с поврежденными генами. Как вы уже знаете, в результате мутации микроорганизм может утратить способность синтезировать какое-нибудь вещество из более простых предшественников. В 40-х годах нашего столетия Джордж Бидл и Эдвард Тейтум из Стенфордского университета приступили к важным опытам по изучению мутаций у микроорганизмов, а именно у нейроспоры. Они облучали ее споры рентгеновскими лучами, после чего наблюдали, не произошли ли в результате этого какие-нибудь мутации. Бидла и Тейтума особенно интересовало, будут ли развиваться из спор обычные плесени или нет. Если нет,

значит, данная спора утратила способность синтезировать какое-то вещество.

Исследовав множество спор, облученных рентгеновскими лучами, Бидл и Тейтум обнаружили, что некоторые споры претерпели мутацию и совсем не могут расти на обычной простой питательной среде. Тем не менее они развиваются, если добавить к простой среде некоторые аминокислоты и витамины. Бидл и Тейтум разработали метод, при помощи которого они могли быстро определить питательные вещества, необходимые для роста мутировавшей плесени (рис. 8—9).

Опыт, схематически изображенный на рисунке 8—9, состоит в следующем. Плесень подвергают действию рентгеновских лучей, вызывающих мутации. Теперь нужно выяснить, претерпела ли данная спора мутацию или нет. Споры высевают на простую среду, к которой были добавлены все витамины и аминокислоты. Спора прорастает и дает новые споры, но пока не известно, обычные они или мутировавшие. Заметьте, что все эти споры развились из одной и той же исходной споры. В дальнейших опытах исследователь выясняет, что рост на простой среде отсутствует, а наблюдается при добавлении к среде всех аминокислот. Следовательно, в результате облучения ген (молекула ДНК) утратил способность контролировать синтез какой-то определенной аминокислоты. Какой же именно? Исследователь готовит 20 пробирок с простой средой, добавляет к каждой пробирке по одной из аминокислот и высевает туда споры. Спора прорастает только на среде с аргинином, следовательно, в данном случае рентгеновское облучение привело к подавлению синтеза именно этой аминокислоты.

За истекшее время было найдено много мутантов нейроспоры с измененными пищевыми потребностями. У каждого из этих штаммов мутировал ген, контролирующий синтез определенного вещества. Не вызывало сомнений, что при облучении гена плесень теряла способность синтезировать вещество, контролируемое этим геном. В опыте, изображенном на рисунке 8—10, пострадал ген, контролирующий синтез аргинина, и поэтому мутант не мог образовывать эту аминокислоту. Другие мутанты нейроспоры не способны синтезировать соединения, очень близкие к аргинину. В таблице на

рисунке 8—10 представлена пищевая потребность трех таких мутантов.

Как же объяснить рисунок 8—10? Известно, что орнитин, аргинин и цитруллин — это родственные соединения. А если так, то встает вопрос: связаны ли между собой гены, контролирующие их синтез? Мы можем высказать два предположения: 1) у первой плесени мутировало три гена, каждый из которых контролировал образование одного из вышеуказанных соединений; 2) мутировал один ген, ответственный за синтез всех трех соединений.

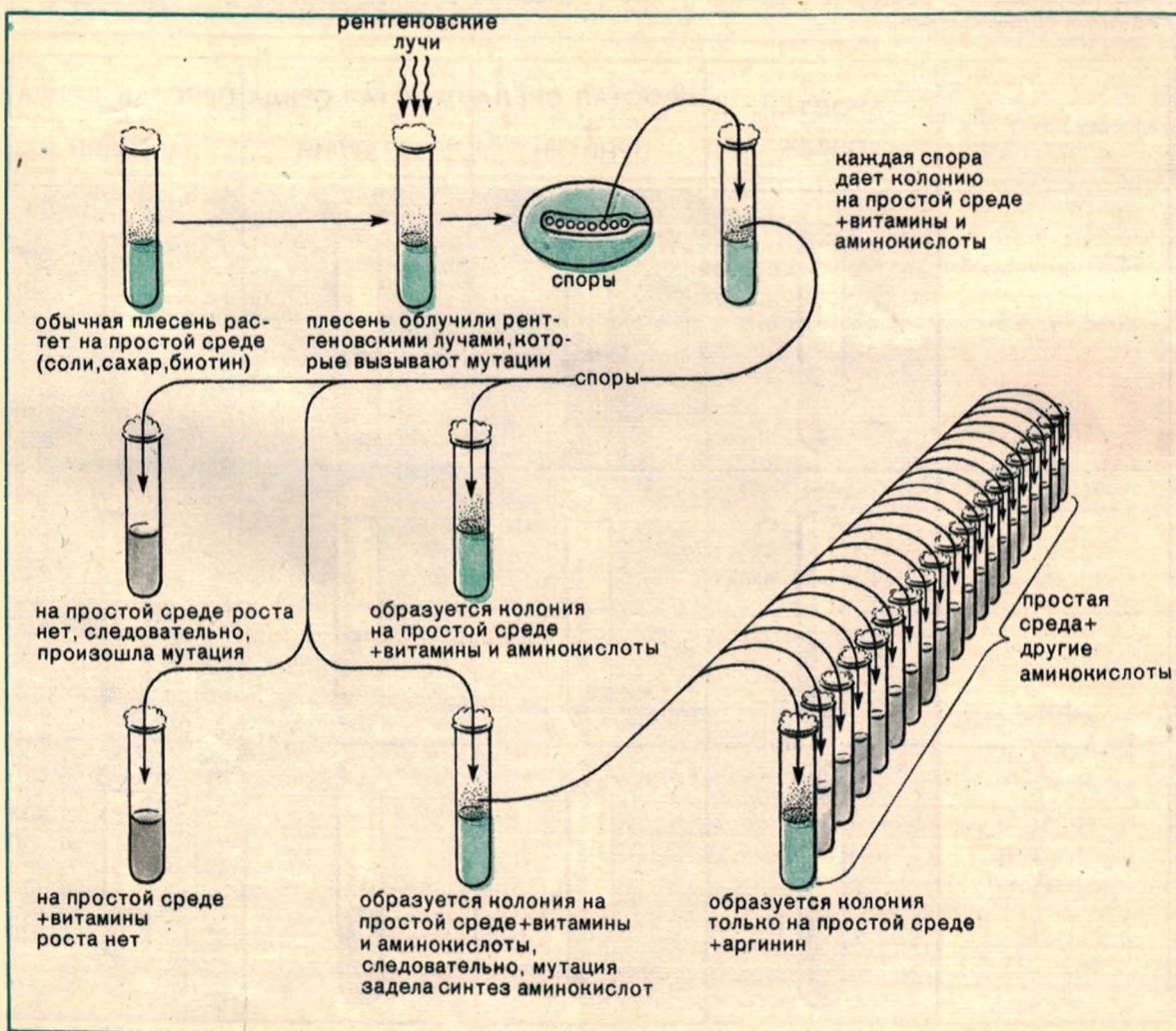
Бидл и Тейтум высказали предположение, что один ген контролирует определенный этап в образовании данной молекулы.

Наверное, при облучении гена был нарушен один этап в синтезе аргинина.

Чтобы понять экспериментальные данные, приведенные на рисунке, обратимся к схеме реакций, связывающих эти три молекулы (рис. 8—11). Ген 1 контролирует превращение какого-то предшественника в орнитин, ген 2 — образование цитруллина из орнитина, а ген 3 — синтез аргинина из цитруллина.

Если повредить ген 1 облучением, то плесень не сможет производить орнитин и погибнет. Она выживает лишь в том случае, если к среде добавить орнитин. Но посмотрите внимательно на рисунок 8—10: положение можно спасти, добавив вместо орнитина цитруллин или аргинин.

8—9. Схематическое изображение метода для обнаружения мутанта нейроспоры с изменением пищевых потребностей.



Мы просто внесли необходимое для жизни соединение на более поздней стадии его образования, не обращая тем самым к генам 2 и 3. Итак, нарушение, вызванное мутацией гена 1, можно компенсировать, добавляя либо орнитин, либо цитруллин, либо аргинин к простой питательной среде.

При мутации гена 2 надо добавлять к среде либо цитруллин, либо аргинин, но не орнитин. А при мутации гена 3 добавление орнитина или цитруллина не поможет. Ген 3 контролирует только превращение цитруллина в аргинин, и для поддержания роста плесени мы должны внести в среду именно аргинин.













Подобный метод пригоден для выяснения последовательности химических реакций и в синтезе других молекул. Про-

следив этапы, контролируемые специфическими генами, мы можем установить, как хлебная плесень образует данное вещество, например аргинин. Для этого нам достаточно выяснить, какие вещества надо добавлять к простой питательной среде, чтобы на ней могли расти клетки мутировавшей плесени.

8—13. Гены и ферменты. На основании вышеописанных опытов биологи получили много сведений относительно типов биохимических реакций, контролируемых нормальными генами. Создается впечатление, что эти реакции могут протекать в живых клетках только тогда, когда их катализируют специфические ферменты.

Это еще одно доказательство того, что контроль генов осуществляется через специфические белки. А если так, то каж-

8—10. Потребности в различных веществах у трех родственных мутантов нейроспоры с измененными пищевыми потребностями.

МУТАНТ	ПРОСТАЯ СРЕДА	ПРОСТАЯ СРЕДА + ОРНИТИН	ПРОСТАЯ СРЕДА + ЦИТРУЛИН	ПРОСТАЯ СРЕДА + АРГИНИН
1				
2				
3				

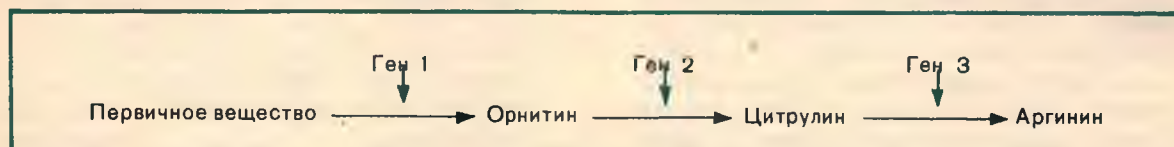
дый ген отвечает за синтез определенного фермента. Если ген не поврежден, то синтезируемый под его контролем фермент содержится в клетке и выполняет свою функцию. При мутации гена образование или активность фермента нарушается. В таких случаях организм может погибнуть. Иногда измененный ген помогает организму приспособиться к определенной среде.

Зависимость между генами и ферментами была установлена еще до того, как стали известны пути передачи биологической информации, транспортные и информационные РНК и роль рибосом в синтезе белков. Эта зависимость получила название «один ген — один фермент» (рис. 8—12). Согласно этой гипотезе, каждый ген контролирует активность специ-

фического фермента. Гипотеза вдохновила исследователей на многочисленные опыты, обогатившие наши знания о механизме действия генов. Пользуясь ею, мы можем дополнить предыдущую диаграмму, включив в нее ферменты, контролируемые генами.

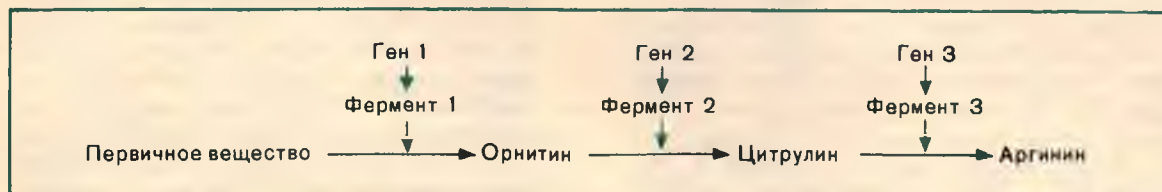
Химическая структура орнитина, цитруллина и аргинина позволяет нам более четко себе представить роль генов в рассматриваемом примере. Эти три соединения очень похожи друг на друга (рис. 8—13). Их формулы совпадают, за исключением концевой группы атомов (белые участки на диаграмме). Фермент 2 катализирует присоединение аминокетильной группы к молекуле орнитина, а фермент 3 — замещение атома кислорода аминокетильной группой.

8—11. Схема реакций синтеза аргинина.

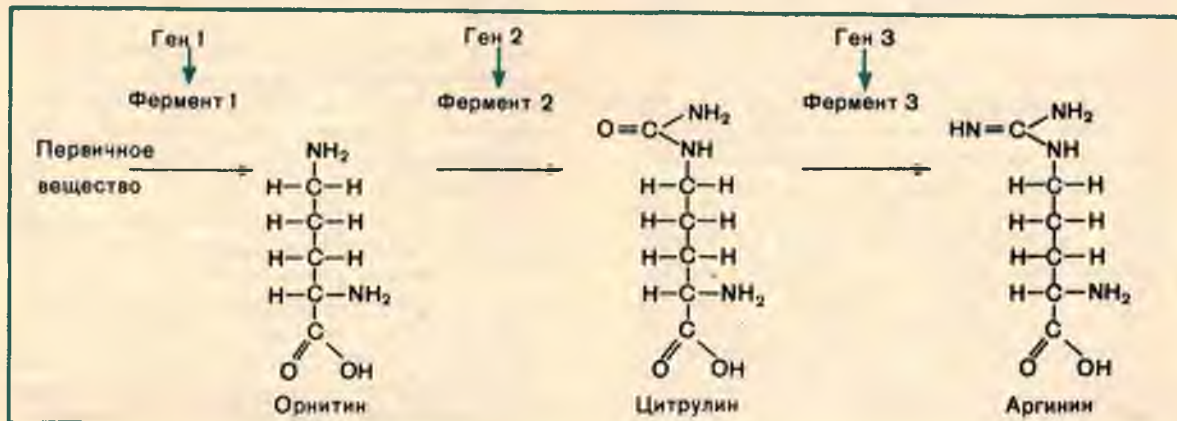


111

8—12. Гены контролируют, по-видимому, специфические ферменты в биохимических реакциях синтеза аргинина.



8—13. Зависимость между генами, ферментами и химическими соединениями в синтезе аргинина.



На основании этого примера мы делаем вывод, что каждый фермент лишь слегка изменяет молекулу, катализируя присоединение или отщепление нескольких атомов. По мнению биологов, активность любого фермента контролирует специфический ген. Действуя через соответствующие ферменты, гены соединяют либо расщепляют молекулы в клетке. Каждый фермент выполняет небольшую часть общей задачи по построению молекул, для полного завершения которой требуется много ферментов. Ферменты «работают бригадами». Каждый фермент в клетке обязан выполнять свою работу вовремя и в необходимом месте. Для успешного эволюционирования живые организмы не могли обойтись без эффективных наборов ферментов.

За миллионы лет эволюции ферменты, по-видимому, не претерпели особых изменений, хотя жизнь за это время развивалась во многих направлениях. Аргинин, пути образования которого мы проследили на примере хлебной плесени, образуется также во многих других организмах, в том числе и в человеке. Примечательно, что синтез аргинина в человеке протекает через те же промежуточные реакции, что и в нейроспоре. Таким образом, изучение биохимии микроорганизма позволило глубже проникнуть в понимание биохимии человека. За работу по изучению генетического контроля у нейроспоры Бидлу и Тейтуму была присуждена в 1958 г. Нобелевская премия.

● *Информация, закодированная в молекулах ДНК, претерпевает иногда стойкие изменения, которые называют мутациями. Мутации возникают в результате ошибок или случайностей в молекулах, содержащих наследственную информацию. Биологическая информация клетки меняется, что в свою очередь приводит к синтезу нескольких иных белков. Новые белки, воздействуя на структуру и функции клетки, способны иногда дать ей преимущество в борьбе за существование. Удобнее всего изучать мутации генов на микроорганизмах. Исследуя хлебную плесень нейроспору, ученые пришли к выводу, что гены контролируют образование специфических ферментов, которые катализируют разнообразные реакции синтеза молекул в клетке.*

◆ Проверьте себя

1. Откуда известно, что существуют разнообразные ДНК? 2. Что такое мутация? 3. В каком месте клетки происходят мутации? 4. Что говорит о зависимости между генами и образованием ферментов? 5. Каким образом мутация может воздействовать на функции клетки? 6. Что способно вызывать мутации генов?

Новые сочетания генов

8—14. Наборы молекул ДНК. Согласно нашей гипотезе, у первых гетеротрофов молекулы ДНК начали осуществлять свой контроль над жизнедеятельностью клетки. Если подобный контроль способствовал усовершенствованию организма, то последний получал преимущество в борьбе за существование. Если бы распределение генов после самоудвоения ДНК было случайным, тогда в новых клетках могли бы отсутствовать некоторые важные гены. Потомство клетки, безусловно, выиграло бы, если бы организация генов в клетке гарантировала их упорядоченное распределение среди новых клеток.

Со временем была выработана система молекул ДНК, действующих сообща. Именно совместные усилия многих молекул ДНК благоприятствовали развитию первых гетеротрофов. Клетки большинства современных организмов пользуются той же системой. Несколько разных генов вместе с определенными белками составляют одну или более нитеобразных цепей, которые можно увидеть при помощи светового микроскопа. Исследователи открыли эти структуры в клетках растений и животных, окрасив их особыми красителями. Отсюда и название — **хромосомы**, что означает «окрашенные тела».

По современным представлениям, хромосомы содержатся и в низших организмах, например в бактериях и дрожжах. Многие биологи рассматривают одну длинную нить молекулы ДНК в вирусе бактерий как хромосому. Во всех организмах хромосомы перед клеточным делением претерпевают самоудвоение. Таким образом, распределение хромосом с их наборами генов среди новых клеток уже не носит случайного характера. Упорядоченный процесс расхождения удвоенных хромосом в новые клетки называется **митозом**. Мы не будем останавли-



8—14. На этих фотографиях, сделанных с помощью микроскопа, видны хромосомы одноклеточного организма (с л е в а), растительной клетки (в ц е н т р е) и животной клетки (с п р а в а).

ваться здесь на подробностях митоза и размножения клеток, о которых вы узнаете в главе 10. На рисунке 8—14 показаны хромосомы различных организмов.

За редкими исключениями, каждый тип ДНК, необходимый для жизни новой клетки, переходит при митозе в неизменном виде от родительской клетки к ее потомству. Исключение составляют мутации. Способность клеток размножаться при помощи митоза послужила шагом вперед в постепенной эволюции простейших гетеротрофов. Каждая хромосома со своими генами приобрела способность к точному самоудвоению. Тем самым генетический контроль родительской клетки распространялся и на возникшие из нее новые клетки.

8—15. Новые сочетания генов. Мутации у плесеней, изученные Бидлом и Тейтумом, не приносят клеткам ничего, кроме вреда. Влияя на жизнедеятельность клетки, такие мутации способны даже вызвать ее гибель. Однако известны мутации, благоприятные для клетки. Они позволяют ей более эффективно осуществлять свои функции.

Многие мутации, происходившие у первичных гетеротрофов, давали им, по-видимому, преимущество в борьбе за существование. Клетки развивались в различных условиях окружающей среды. Поэтому мутация, вредная для одних клеток в каких-либо условиях, могла быть полезной для других клеток и в других условиях.

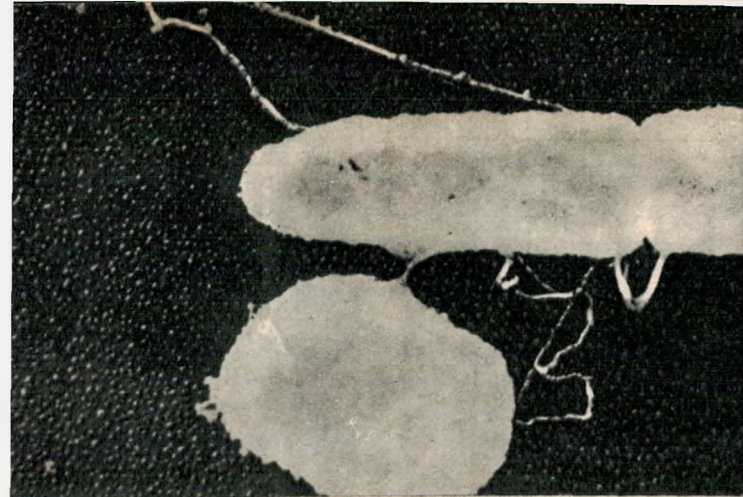
На примере с нейроспорой вам известно, что несколько генов способны действовать сообща, синтезируя соединение, необходимое организму. В клетках со-

временных организмов мы находим прекрасно организованные в структуры группы генов, контролирующие наборы ферментов. Сочетания генов у простейших организмов должны резко отличаться друг от друга по эффективности действия.

В процессе эволюции гены соединялись в самые разнообразные сочетания. Определенные сочетания генов благоприятны для жизни и размножения клеток, так как дают им преимущество в борьбе за существование. Могут ли гены организма перегруппироваться? Способен ли организм получать гены из других клеток и воспользоваться ими? Могут ли гены передаваться новым клеткам каким-либо путем, помимо клеточного деления?

8—16. Перенос генов. В 1946 г. Джошуа Ледерберг и Эдуард Тейтум из Йельского университета впервые попытались выяснить, передаются ли гены между родственными генетическими линиями (штаммами) микроорганизмов. Они работали с различными штаммами бактерий, точнее, с их мутантами с измененными пищевыми потребностями, очень похожими на мутантов хлебной плесени, полученных под действием рентгеновского облучения.

Первый штамм бактерий в результате трех мутаций утратил способность синтезировать три определенных химических вещества. Штамм поддерживали, добавляя к его питательной среде эти три вещества — обозначим их А, Б и В. Второй генетический штамм того же бактериального вида, претерпев мутацию, перестал образовывать три других вещества, ска-



8—15. На этой фотографии, сделанной под электронным микроскопом, виден мостик живого вещества между двумя клетками кишечной палочки. Генетический материал передается по этому мостику от одной клетки к другой.

114

жем, Г, Д и Е, но по-прежнему производил А, Б и В. Ясно, что гены, ответственные за синтез всех шести веществ, мутировали. Каждый из двух штаммов бактерий продолжал развиваться лишь в том случае, если к его питательной среде добавляли три определенных вещества.

Бактерий обоих штаммов смешивали и высевали на среду, содержащую все необходимые вещества: А, Б, В, Г, Д и Е. Исследователи наблюдали хороший рост бактерий, так как пищевые потребности мутантов были полностью удовлетворены. Вслед за этим смесь штаммов переносили на простую питательную среду, не добавляя ни одного из необходимых питательных веществ. Что же произошло?

Вещества, без которых ни один из штаммов не мог обойтись, отсутствовали в среде. Казалось бы, все бактерии должны погибнуть. Ведь каждому мутанту требовалось три дополнительных питательных вещества. Вместо этого Ледерберг и Тейтум обнаружили, что на среде все-таки выросло несколько колоний бактерий. Следовательно, эти бактерии уже не нуждались в дополнительных источниках питания и вполне удовлетворялись простой средой. Чем же это объясняется?

Может быть, каждый из измененных генов опять мутировал? К ним бы тогда полностью вернулась способность синтезировать эти вещества, как и прежде, контролировать их образование. Клетке бы ничто не мешало развиваться. Но все это мало вероятно. Мутации случаются редко и могут затронуть любую молеку-

лу ДНК в клетке. Понадобились бы миллиарды миллиардов клеточных поколений, чтобы все три мутации произошли в одной и той же клетке. Между тем «нормальные» клетки появились в опыте за короткий отрезок времени.

Попробуем иначе объяснить эти данные. Давайте вспомним трансформацию клеток пневмококков (см. главу 7). Может быть, и в данном случае произошла передача молекул ДНК, контролирующих образование веществ А, Б и В, от одних клеток к бактериям, лишенным этих генов. По-видимому, возникли новые сочетания генетического материала, в результате чего у штаммов восстановилась способность синтезировать все шесть веществ.

Именно к такому выводу и пришли Ледерберг и Тейтум. По их мнению, гены в бактериальных клетках способны к «рекомбинации». Каким-то путем генетический материал одного штамма был перенесен в другой штамм. Правда, прямого доказательства тому не было получено, но генетические данные были достаточно убедительны. Эта выдающаяся работа по бактериальной генетике явилась первой попыткой, которая привела к совершенно новой области исследования. За это Ледербергу совместно с Бидлом и Тейтумом, которые за несколько лет до этого приступили к исследованию мутантов плесени с измененными пищевыми потребностями, была присуждена в 1958 г. Нобелевская премия.

Спустя некоторое время электронный микроскоп помог увидеть у таких клеточных смесей «мостик» живого вещества между двумя клетками (рис. 8—15). Мы знаем теперь, что генетический материал передается по этому мостику.

8—17. Преимущества полового размножения для микроорганизмов. Итак, исследователи установили, что некоторые бактерии способны впрыскивать свои хромосомы в других бактерий того же вида. Хромосома может переходить из одной клетки в другую по временному образованному мостику (см. рис. 8—15). Клетки, отдающие хромосомы, называются мужскими, а клетки, получающие их — женскими. Подобное введение генетического материала из одной клетки в другую приводит к тому же, что и половое размножение высших растений и животных: к возникновению новых сочетаний генов.

Следовательно, некоторым бактериям присуще основное свойство **полового размножения** — объединение генов в новые комбинации.

Судя по этим бактериям, половое размножение встречается не только у высших организмов. Наоборот, создается впечатление, что формы, не имеющие того или иного типа полового размножения, являются редкими исключениями. Половое размножение было найдено у большинства бактерий, грибов (например, у хлебной плесени), крошечных простейших, а также почти у всех высших растений и животных.

Половое размножение — это, по-видимому, важное свойство живой материи. Возникает вопрос: случайно оно или дает живым организмам преимущество в борьбе за существование? Описанные выше опыты Ледерберга и Тейтума говорят о биологическом преимуществе полового размножения. Иначе всем организмам пришлось бы довольствоваться случайными изменениями их собственных молекул ДНК. Если бы приспособление организмов к окружающим условиям зависело только от таких мутаций, то эволюция протекала бы гораздо медленнее.

Обмен молекулами ДНК между индивидами одного вида позволяет получить самые разнообразные сочетания генов внутри вида. Следовательно, эволюционный процесс будет идти с гораздо большей скоростью у организмов с половым воспроизведением по сравнению с формами, которые размножаются иным путем.

Мы не знаем, когда простейшие организмы перешли к половому размножению. По-видимому, оно встречалось уже у самых первых живых организмов. Половое размножение, увеличивая количество новых сочетаний генов, ускорило эволюцию. В итоге оно стало неотъемлемым свойством жизни. Подробнее мы расскажем об этом в следующих главах.

● *Опыты, проведенные с бактериями, позволяют сделать вывод, что гены контролируют образование ферментов, а те, в свою очередь, катализируют определенные этапы синтеза биохимических молекул. Далее было найдено, что микроорганизмы могут обмениваться генами. В результате в клетках образуются новые сочетания генов. Посколь-*

ку гены работают сообща, то их новые сочетания позволяют иначе контролировать жизнедеятельность клетки.

Молекулы ДНК большинства организмов объединены в длинные цепи, называемые хромосомами. Во многих объектах хромосомы настолько велики, что их можно рассмотреть при помощи микроскопа. Они еще лучше видны, если их окрасить особыми реактивами.

Половое размножение, обеспечивая возникновение новых сочетаний генов, способствовало эволюции организмов. Естественный отбор оставлял те сочетания генов, которые помогали организмам в борьбе за существование.

● Проверьте себя

1. Из каких молекул построены хромосомы?
2. Что обеспечивает упорядоченное распределение хромосом среди новых клеток?
3. Почему мутация может быть и вредной, и полезной?
4. Каковы преимущества полового размножения для микроорганизмов?
5. Какие три вида питательной среды использовали в своих опытах Ледерберг и Тейтум?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

115

В этой главе мы рассмотрели некоторые способы, при помощи которых простейшие организмы могли контролировать жизнедеятельность клетки. Молекулы ДНК в клетке служат своего рода «библиотекой» информации для синтеза необходимых ей разнообразных молекул. Эта информация закодирована, очевидно, в молекулах ДНК. Код жизни записан «алфавитом» из четырех символов — четырех азотсодержащих оснований.

Каждому виду организмов присущи его характерные белки. Их образование контролируется, по-видимому, информацией, записанной в молекулах ДНК. Белки, несмотря на свои большие размеры, построены всего из 20 видов аминокислот. Группа из трех нуклеотидов в длинной цепи ДНК определяет, какая именно аминокислота должна встать в надлежащее место белковой молекулы во время ее синтеза.

За последние годы были достигнуты огромные успехи в расшифровке кода жизни. Сейчас уже известно, какие именно тройки нуклеотидов кодируют каждую аминокислоту. Информация ДНК пере-

дается молекулам информационной РНК, которые поступают из ядра клетки в цитоплазму и соединяются с мельчайшими структурами — рибосомами. Белки синтезируются на матрицах молекул РНК согласно исходной информации ДНК.

Информация, содержащаяся в ДНК, может претерпеть изменения в результате мутаций. Это в свою очередь вызовет образование несколько иных белков, что повлияет на жизнедеятельность всей клетки. Биологи установили, что у плесеней и бактерий мутации приводят к нарушению синтеза веществ, без которых клетка не может обойтись. Если не внести их в питательную среду, то клетка погибнет. По мнению биохимиков, ДНК

осуществляет свой контроль, управляя синтезом специфических белков — ферментов.

Разные молекулы ДНК вызывают синтез различных ферментов. Ферменты действуют группами. Изменение наборов ферментов может произойти в результате мутации генов либо рекомбинации. Новые сочетания генов возникают благодаря половому размножению, характерному как для низших, так и для высших организмов. В процессе эволюции некоторые сочетания генов оказались более выгодными для организмов по сравнению с другими. Такие организмы получили преимущество в борьбе за существование.

Биологическая тема

Сущность научного поиска.

Мы потратили много слов, чтобы описать, что такое наука, однако точное ее определение, по-видимому, неуловимо. Видимо, наука должна собирать и систематизировать фактический материал о нашем мире, творческие идеи и даже предсказания, сомнения и переоценки, различные вопросы, — все это для того, чтобы узнать хотя бы немного.

Наука существует, потому что люди склонны задавать вопросы. Их не удовлетворяет только наблюдение и описание, они хотят знать, как и почему происходит то, что они наблюдают. Пытливый человеческий ум не только использует уже имеющиеся доказательства, но ищет их в экспериментах. Предварительные ответы на вопросы, или гипотезы, которые ученый формулирует из имеющихся у него доказательств, — это только наилучшее для данного времени приближение к реальности. Но как только появляются факты, противоречащие гипотезе, он должен ее пересмотреть или даже отбросить и начать все заново.

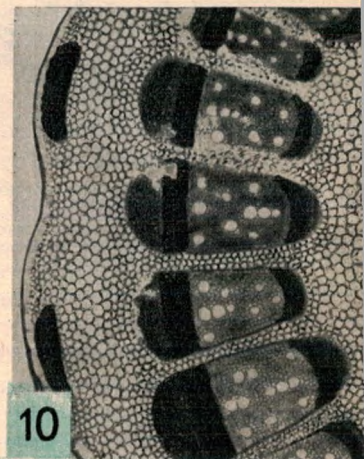
По самой своей природе наука требует постоянного пересмотра и изменений, потому что пытливый человеческий ум никогда не удовлетворяется уже имеющимися знаниями. Он постоянно будет изучать и выяснять непознанное.



Электронная микрофотография бактериальной клетки ($\times 200\,000$). Видна четко выраженная мембрана с внутренней стороны клеточной стенки. Эта мембрана и материальная ДНК, показанная в центре клетки, являются очень важными структурами в развивающемся организме.



9

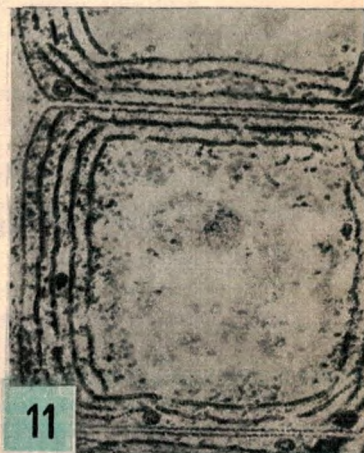


10

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

РАЗВИВАЮЩИЙСЯ ОРГАНИЗМ

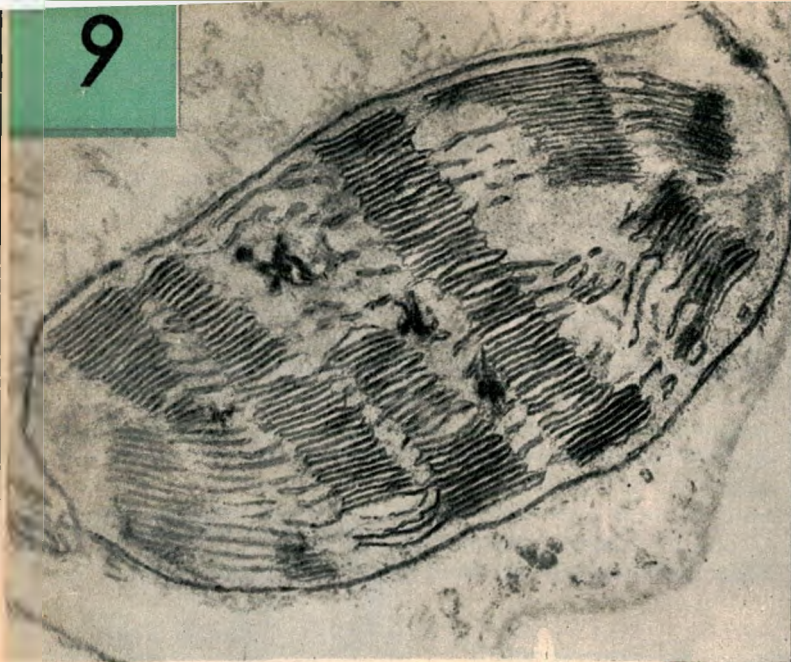
Мы пришли к заключению, что развивающаяся клетка получала энергию из океана богатых энергией химических соединений. Но по мере того как эти соединения расходовались увеличивающейся популяцией клеток, стал использоваться, по-видимому, другой источник энергии. Развитие организмов, которые превращают энергию солнечного света в химическую, — очень важное событие в истории жизни на Земле. Использование света не только обеспечило организмы энергией, но также привело к накоплению кислорода в атмосфере. Организмы могут получать больше энергии из доступной им пищи в присутствии кислорода, чем без него. Эти два новых источника энергии были, по-видимому, очень важны для эволюции сложных многоклеточных организмов. Увеличение сложности давало организму определенные преимущества, но ставило и некоторые новые проблемы. Последовательное усложнение организмов, его преимущества и проблемы — предмет нашего исследования в этой части книги.



11



12



Свободные от крахмала зерна хлоропластов из табачного листа *Nicotiana glauca* (x 75 000).



118

Свет — источник энергии для жизни

В последних трех главах вы познакомились с тремя основными проблемами, от решения которых зависела дальнейшая судьба примитивных гетеротрофов. Первой проблемой было получение энергии из окружающей среды. Второй проблемой были самоорганизация и самоуправление. Третьей проблемой было воспроизводство. Мы переходим сейчас к четвертой проблеме — приспособлению (адаптации). Если организмы выживают в течение длительного периода времени, они должны обладать способностью приспосабливаться к изменениям окружающей среды. Остатки древних ископаемых служат ярким доказательством того, что существовавшие формы, по-видимому, не смогли выжить и на определенном этапе гибли. Те формы жизни, которые не могут приспособиться к изменяющимся условиям среды, в конечном итоге вымирают. В дальнейшем мы сделаем ряд предположений относительно эволюции гетеротрофов...

Эволюция в изменяющемся мире

9—1. Изменение условий окружающей среды. Изучая проблемы эволюции и приспособления живых организмов, мы сталкиваемся с таким вопросом: к каким фундаментальным изменениям окружающей среды на ранних этапах развития должны были приспособиться живые формы?

«Питательный бульон» из органических веществ, вероятно, постепенно стал более разбавленным, так как примитивные гетеротрофы потребляли свободные аминокислоты, белки и сахара. Органические вещества, накапливавшиеся в течение миллионов лет, возможно, не могли служить неисчерпаемым источником для все увеличивающейся популяции гетеротрофов. Синтез органических соединений в присутствии света и ультрафиолетовой радиации, несомненно, продолжается со скоростью, недостаточной для того, чтобы увеличивать популяцию гетеротрофов. (Возможно, некоторые органические вещества синтезируются абиогенно даже сегодня, но если это и так, то их сразу же пожирают господствующие микроорганизмы.)

Наряду с увеличивающимся потреблением гетеротрофами органических молекул, возможно, снизилась скорость синтеза органических веществ. Это могло произойти следующим образом. Ультрафиолетовая радиация Солнца в течение долгого периода времени могла приводить к распаду молекул воды (H_2O). В результате этого в атмосфере Земли должны были образоваться небольшие количества водорода и кислорода. Затем кислород мог благодаря химическим реакциям под действием ультрафиолетовой радиации превращаться в озон. Озон состоит из трех атомов кислорода (O_3). Постепенно накапливаясь в верхних слоях атмосферы, озон мог выступать в качестве поглотителя ультрафиолетовой радиации.

Такой озоновый пояс в атмосфере существует и сегодня. Он поглощает большую часть ультрафиолетовой радиации, излучаемой Солнцем. Таким образом, лишь небольшая часть ультрафиолетовой радиации попадает сейчас на Землю. Когда образовался озоновый слой, неизвестно, но принято считать, что его образование препятствовало прохождению

ультрафиолетовых лучей в атмосферу. Поэтому возможно, что в конечном итоге синтез органических соединений под действием ультрафиолетовой радиации снизился и, наконец, совсем прекратился.

На основе предварительной информации мы можем сделать предположение о том, что по мере потребления органических соединений в примитивных океанах возникла нехватка пищи.

9—2. Новая форма жизни — аутотроф. По мере того как количество первичных органических веществ уменьшалось, гетеротрофам становилось все труднее добывать достаточное количество «съедобных» молекул. В борьбе за пищу должны были выжить те формы, которые имели какие-либо преимущества. Это, как мы уже подчеркивали ранее, и есть естественный отбор.

В борьбе за существование те организмы, которые смогли использовать другой подходящий источник энергии, имели преимущество перед организмами, основным источником энергии для которых были органические вещества. Некоторые организмы, возможно, приобрели способность использовать свет в качестве дополнительного источника энергии. На раннем этапе развития живых организмов, когда органические вещества были в изобилии, свет как источник энергии, возможно, не был так важен для примитивных гетеротрофов. Однако по мере того как коацерваты становились все более сложными, а их молекулы более активными, у сложных молекул могла развиться способность использовать энергию света. Случайные мутации молекул ДНК могли быть началом развития и эволюции организмов, способных использовать световую энергию. По мере того как исчезал имевшийся запас органических молекул, организмы, способные использовать свет, и их потомство имели больше возможностей выжить. Таким образом, мы можем сформулировать еще одно предположение: у некоторых организмов появилась способность использовать световую энергию для синтеза органических соединений.

Первые организмы, которые могли использовать свет, вероятно, функционировали частично как гетеротрофы, используя органические соединения в качестве источника энергии, и частично как ауто-

трофы, используя энергию солнечных лучей. Интересно, что в настоящее время встречаются формы бактерий, которые обладают обеими способностями в одинаковой степени. Например, пурпурные бактерии первоначально причислялись к гетеротрофам. Позже было обнаружено, что они способны также утилизировать энергию солнечных лучей. Некоторые штаммы этих бактерий живут как гетеротрофы в темноте, а на свету они используют лучистую энергию солнечного света в качестве источника энергии. Таким образом, мы считаем, что ранние формы жизни могли постепенно перейти от чисто гетеротрофного способа существования к тому, при котором они могли использовать солнечный свет в качестве дополнительного источника энергии.

9—3. Проблема превращения энергии. Мы говорили, что некоторые организмы частично используют энергию солнечного света. Но для того чтобы организм использовал ее, эта энергия должна превратиться в химическую энергию. Со временем должен был развиваться некоторый вид связи, или мостика, благодаря которому должно было происходить не только поглощение лучистой энергии, но и превращение ее в химическую форму, в которой энергия могла быть использована аутотрофом. Кроме того, необходимо, чтобы он поглощал энергию избирательно.

Для того чтобы стал яснее процесс эволюции аутотрофа, сравним превращение энергии в аутотрофах с работой радиоприемника или телевизора. Настроенный на станцию радиоприемник способен принять и отфильтровать определенную радиоволну. Благодаря электронным лампам радиоприемник может преобразовывать радиоволны в звуковую энергию. Точно так же и аутотрофы вырабатывали способность к избирательному поглощению (фильтрации) световых волн и превращению их энергии в химическую энергию. Анализ современных аутотрофов показывает, что у них развились группы соединений, которые функционируют наподобие электронной лампы в радиоприемнике.

Прежде чем начинать излагать историю попыток человека понять, каким образом некоторые организмы используют световую энергию, давайте разберемся, что такое свет.

9—4. Природа света. Свет — это небольшая часть спектра энергии, известная под названием лучистой энергии. Причем это та область спектра, к которой чувствительны наши глаза.

Мы уже говорили ранее, что основным источником энергии для образования органических соединений до зарождения жизни было, по-видимому, ультрафиолетовое излучение Солнца. Однако первые живые организмы не могли использовать солнечный ультрафиолет для образования органических соединений. Энергия ультрафиолетового излучения настолько велика, что оно разрушило бы любые формы жизни, зародившиеся вне воды и лишенные ее защитного действия. Некоторые примитивные гетеротрофы стали использовать в качестве источника энергии не ультрафиолетовое, а видимое излучение, несущее меньшую энергию. Для того чтобы разобраться в этом, необходимо знать некоторые сведения о Солнце.

Солнце — это звезда средних размеров, и, как все звезды, оно состоит в основном из двух элементов: водорода и гелия. Температура на поверхности Солнца около $+6\,000^{\circ}\text{C}$. По направлению к центру Солнца температура увеличивается; вблизи центра, на глубине почти $1\,000\,000\text{ км}$, она достигает $+16\,000\,000^{\circ}\text{C}$. Насколько высока эта температура? Кусочек вещества, имеющий такую температуру, испускает столько тепла, что его достаточно, чтобы убить человека на расстоянии в полтора километра.

При столь высоких температурах электроны оторваны от ядер; молекул и атомов нет, но есть смесь из свободных электронов и «голых» ядер. В материи, находящейся в таком необычном состоянии, идет термоядерная реакция, при которой ядра атомов водорода объединяются по четыре и образуют ядра гелия. Однако масса одного ядра атома гелия несколько меньше массы четырех ядер водорода, из которых оно образуется. Что происходит с избытком материи?

В разделе 5—5 мы выяснили, что энергия может переходить из одной формы в другую. В начале нашего столетия Альберт Эйнштейн высказал предположение, что материя может переходить в энергию. Физики, исследовавшие ядерные реакции, подтвердили его справедливость. Небольшое количество материи,

«остающееся в избытке» при ядерных реакциях, преобразуется в чрезвычайно большое количество энергии. Энергия, высвобождаемая звездами (среди прочих — Солнцем), получается в результате преобразования материи в энергию и испускается в виде излучения. Лишь небольшая часть полного излучения Солнца достигает Земли. Солнечный свет, или то, что просто называют «светом», есть часть полного излучения Солнца, воспринимаемая зрением человека. Инфракрасное (тепловое) излучение и ультрафиолет невидимы. Значительную часть невидимого излучения Солнца составляют гамма-лучи, рентгеновские лучи и радиоволны.

Все виды излучения распространяются от Солнца со скоростью около $300\,000$ километров в секунду. Чтобы преодолеть расстояние от Солнца до Земли при движении с такой скоростью, необходимо 8 минут. Свет, воспринимаемый нами в настоящий момент, был излучен Солнцем 8 минут назад. Разные виды излучения имеют разные длины волн. Длина волны есть расстояние между двумя ее соседними вершинами. Длины волн весьма малы, настолько малы, что их измеряют в специальных единицах длины — ангстремах (\AA). Один ангстрем — стомиллионная часть сантиметра. Другая единица длины, широко используемая в биологии, — миллимикрон, равный 10 \AA . Длина волны изменяется в зависимости от количества энергии, которую она несет.

Радиоволны относятся к длинноволновым излучениям и поэтому обладают небольшой энергией. X-лучи являются коротковолновыми и имеют большую энергию. Лучистая энергия колеблется в пределах от радиоволн на одном конце до X- и γ -лучей на другом. Физики называют эту область электромагнитным спектром. Какая-либо определенная часть спектра называется полосой частот (рис. 9—1). Радиоволны имеют длину до 500 м , т. е. расстояние от пика до пика 500 м , в то время как X-лучи имеют длину волны до $0,000\,000\,001\text{ см}$. В пределах этих экстремальных значений лежат полосы длин волн ультрафиолетовых лучей, видимого света и инфракрасных лучей.

Полоса частот видимого света (обычно называемая видимым спектром) является особенно интересной при изучении фотосинтеза. Область длин волн видимого све-

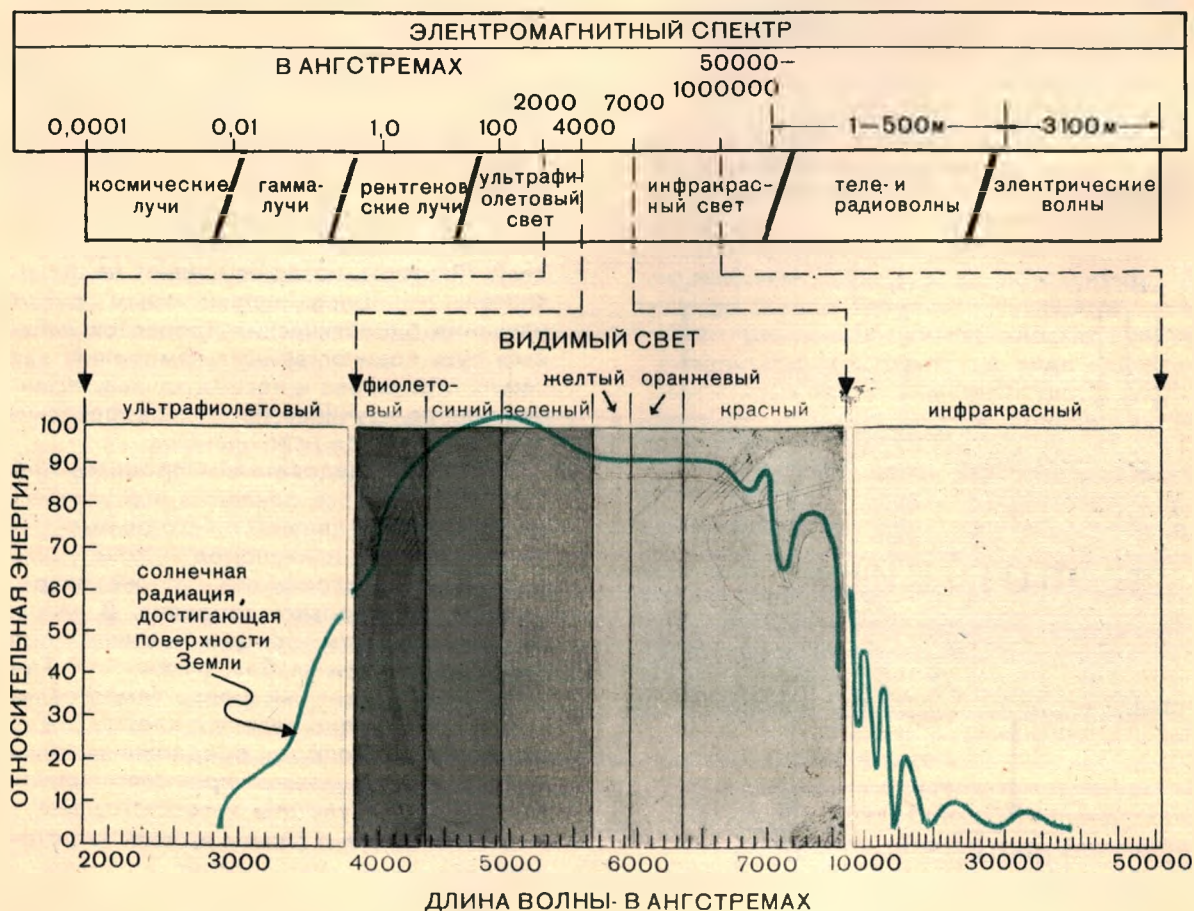
та начинается от фиолетового света, проходит через голубой, зеленый, желтый и оранжевый до красного. При попадании света на объект могут произойти три явления. Он может пройти сквозь объект (прозрачное окно), отразиться от объекта (зеркало) или поглотиться (одежда черного цвета). Все эти три явления могут произойти также и одновременно. Например, когда свет попадает на кусочек красного стекла, стекло может частично пропустить красный свет, частично отразить его и поглотить остальные длины волн светового луча.

Что происходит со светом, когда он поглощается объектом? Это уже больше не световая энергия. Она превращается в другую форму (например, в тепловую или химическую энергию). Окрашенные в зеленый цвет листья поглощают боль-

шую часть волн, связанных с другими цветами, и отражают лучи зеленого цвета. Поглощенная энергия превращается в энергию химических связей. Это и есть фотосинтез.

● По мере того как популяция гетеротрофов увеличивалась, количество органических веществ, которыми они питались, уменьшалось. Постепенное накопление озона в атмосфере могло уменьшить количество ультрафиолетовой радиации, попадающей на Землю. Это в свою очередь должно было уменьшить образование органической пищи. В течение миллионов лет некоторые организмы вырабатывали способность использовать солнечный свет для синтеза пищи. Эта способность связана, по-видимому, с превращением

9—1. Эта диаграмма представляет спектр, или полный диапазон, электромагнитной энергии. Он делится на многие группы, или узкие спектры. Кривая на графике показывает относительное количество солнечной энергии, падающей на поверхность Земли. Ангстрем — единица длины (одна стомиллионная сантиметра).



энергии солнечных лучей в химическую энергию молекул. Видимый солнечный свет занимает небольшую часть спектра электромагнитной радиации, излучаемой Солнцем.

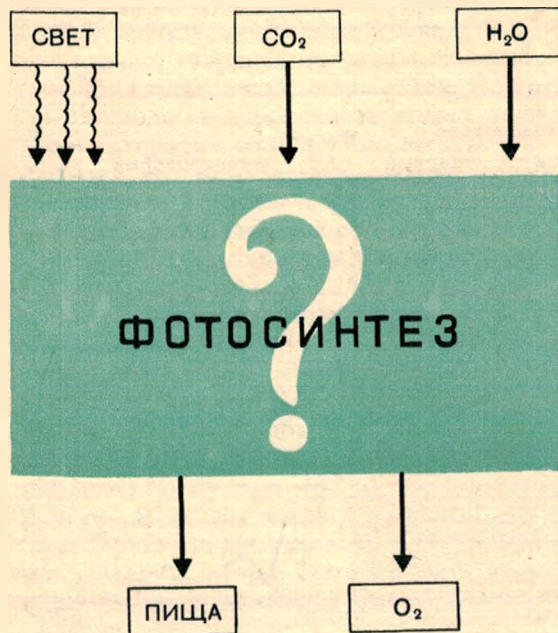
● Проверьте себя

1. Какие два предполагаемых обстоятельства привели гетеротрофов к уменьшению снабжения пищей? 2. Какое значение в эволюции гетеротрофов имеет озон? 3. Что произошло с формами жизни, которые не смогли приспособиться к изменившимся условиям окружающей среды? 4. Какого рода молекулы или вещества, возможно, стали частью гетеротрофов на первой ступени их эволюционного превращения в автотрофы?

Природа фотосинтеза

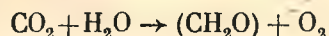
9—5. Сырье и продукты. Как можно судить по названию (фото — «свет», синтез — «соединение»), фотосинтез — это процесс, при котором происходит образование органических соединений благодаря использованию световой энергии. Возникновение способности использовать световую энергию было наиболее важным этапом эволюции организмов.

9—2. Синий ящик символизирует важнейшую проблему биологии — фотосинтез. Ученые знают, что попадает в коробку и что выходит из нее. Внутренние процессы в коробке остаются чем-то загадочным.



Несмотря на многочисленные исследования, процесс фотосинтеза еще далеко не ясен. Ясно только, что это очень сложный процесс. Процесс фотосинтеза изучают уже более 100 лет, тем не менее еще многие его важные стороны остаются неразгаданными. Познакомясь с современными представлениями о процессе фотосинтеза, мы сможем выдвинуть ряд предположений относительно появления первых примитивных автотрофов.

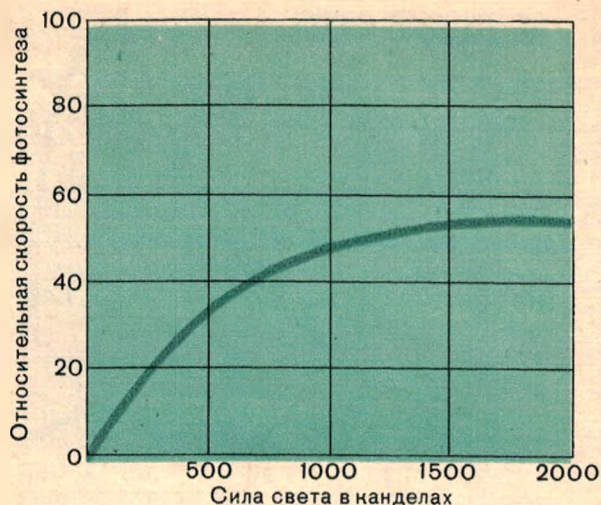
Уже сравнительно давно было известно, что суммарный конечный результат фотосинтеза можно представить следующим уравнением:



Энергия, поглощаемая зелеными листьями, расходуется на превращение двуокиси углерода и воды (сырье) в углеводы и кислород (продукты). Углеводы же являются для автотрофов сырьем и источником энергии при синтезе аминокислот, белков, липидов и других соединений, в которых нуждаются клетки. В то же время вышеприведенное уравнение ничего не говорит о промежуточных реакциях процесса фотосинтеза, в результате которых образуются молекулы углеводов и выделяется кислород. Кроме того, оно ничего не говорит о тех реакциях, при которых световая энергия превращается в химическую энергию. Рисунок 9—2 иллюстрирует основные проблемы фотосинтеза.

9—6. Факторы, которые влияют на фотосинтез. Наиболее эффективным путем изучения биологических процессов является путь количественных измерений, как самых общих, так и весьма точных. Количественное изучение процессов фотосинтеза не является исключением.

Первым исследователям процесса фотосинтеза удалось показать, что углекислый газ и вода являются исходным сырьем, а углевод и кислород — конечными продуктами фотосинтеза. Тут же напрашивается несколько вопросов. В каком случае скорость процесса выше: при сильном или при слабом освещении? Где этот процесс идет быстрее: в темно-зеленых или в бледно-зеленых клетках? Для ответа на эти вопросы предложены гипотезы, которые можно проверить опытным путем. Результаты этих опытов дадут новые сведения о самом процессе фотосинтеза.

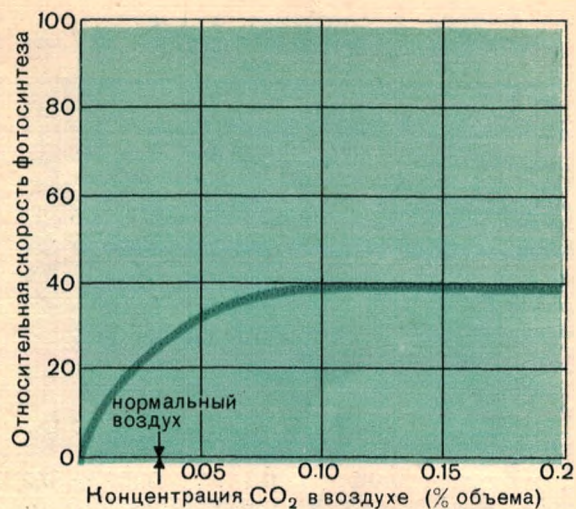


9—3. Зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности света.

В процессе фотосинтеза принимают участие два газа: углекислота и кислород. Физики и химики предложили несколько методов для измерения количества газов. Один из них состоит в том, чтобы наблюдать за изменением давления и объема газа, другой связан с проведением химических анализов. Одним из самых простых методов измерения скорости фотосинтеза является наблюдение за скоростью потребления двуокиси углерода, или за скоростью выделения кислорода, или одновременное наблюдение за тем и другим. Обычно это измерение проводится с помощью простого прибора, который называется манометром.

Так как при фотосинтезе используется световая энергия, то вполне естественно предположить, что этот процесс должен идти быстрее при более интенсивном освещении (рис. 9—3). Наше предсказание подтверждается для относительно низкой интенсивности. Увеличение яркости света приводит к увеличению скорости фотосинтеза. Однако при больших интенсивностях кривая выравнивается и дальнейшее увеличение интенсивности света почти не влияет на фотосинтез. Как это можно объяснить? Прежде чем пытаться объяснить это явление, давайте познакомимся с некоторыми результатами простых опытов по исследованию фотосинтеза.

Мы можем также предположить, что скорость фотосинтеза должна увеличи-

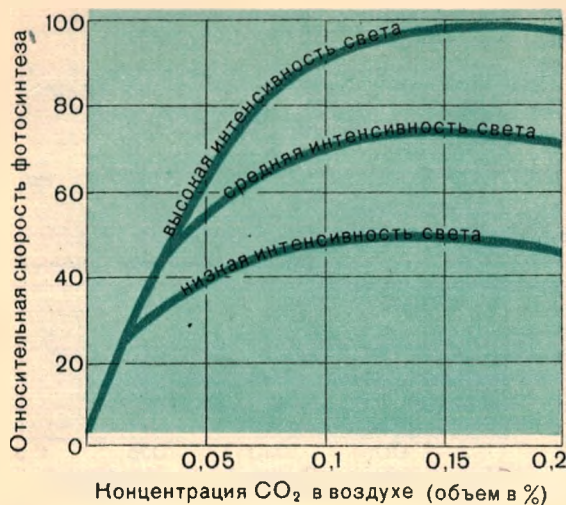


9—4. Зависимость скорости фотосинтеза от концентрации двуокиси углерода.

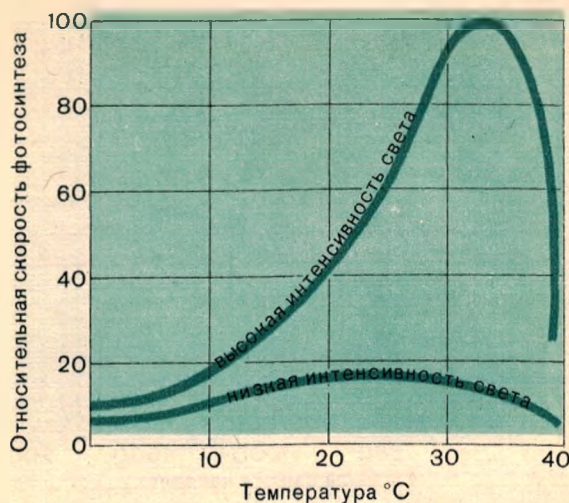
ваться, по мере того как увеличивается количество двуокиси углерода. На рисунке 9—4 приведен результат типичного опыта. При наличии небольшого количества двуокиси углерода скорость фотосинтеза очень низкая. При увеличении концентрации двуокиси углерода увеличивается и скорость фотосинтеза, но, как и прежде, только до определенной точки, после которой увеличение двуокиси углерода не влияет на скорость фотосинтеза.

Теперь давайте совместим два опыта и получим зависимость фотосинтеза от концентрации двуокиси углерода при трех различных интенсивностях света. Результаты этих опытов в виде нескольких кривых приведены на рисунке 9—5. Вы видите, что при низких концентрациях двуокиси углерода скорость фотосинтеза зависит от количества двуокиси углерода. При большом количестве двуокиси углерода скорость фотосинтеза зависит от интенсивности света. Поэтому мы можем сказать, что та из двух переменных величин (свет и двуокись углерода), которая имеется в меньшем количестве, определяет конечную скорость фотосинтеза. Вы можете вспомнить другие случаи, в которых аналогичные ограничения влияют на какой-либо процесс.

При изучении влияния температуры на фотосинтез обнаруживаются интересные закономерности. Почти все химические реакции, включая и те, которые катали-



9—5. Зависимость скорости фотосинтеза от концентрации двуокиси углерода при различной интенсивности света.



9—6. Зависимость скорости фотосинтеза от температуры.

124

зируются ферментами, идут быстрее при высоких температурах — до определенных значений температур. От 0°C до 40°C ферментативные реакции идут приблизительно в два раза быстрее при условии повышения температуры на каждые 10°C. Однако фотохимические реакции используют световую энергию и обычно не зависят от температуры. Прирост энергии молекул при повышении температуры незначителен по сравнению с энергией, получаемой молекулой при поглощении кванта света. Этой энергии достаточно для того, чтобы начался процесс фотосинтеза. Влияние температуры на процесс фотосинтеза представлено на рисунке 9—6.

Изучение влияния температуры на скорость фотосинтеза показывает, что скорость фотосинтеза при низких интенсивностях света почти не изменяется: свет является лимитирующим фактором. Но при больших интенсивностях света повышение температуры приводит к ускорению процесса фотосинтеза точно так же, как и в случае любой ферментативной реакции. Отсюда можно сделать вывод, что процесс фотосинтеза состоит по крайней мере из двух типов реакций: фотохимической (идущей на свету и нечувствительной к температуре) и ферментативной (идущей в темноте и чувствительной к нагреванию). Этим объясняется, почему неограниченное увеличение интенсивности света не приводит к неогра-

ниченному увеличению скорости фотосинтеза. Другими словами, ферментативные реакции, которые не зависят от интенсивности света, ограничивают скорость фотосинтеза.

В последние 30 лет многими исследователями показано, что процесс фотосинтеза включает множество ферментативных реакций. Изучая факторы, которые влияют на скорость фотосинтеза, ученые положили хорошее начало исследованию природы фотосинтеза.

В простом уравнении $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$ скрыто множество промежуточных реакций. Можно предположить, что первые автотрофы постепенно включали в себя все это множество промежуточных реакций, которые в итоге, через большой промежуток времени, превратились в последовательный ряд реакций фотосинтетического процесса.

9—7. Молекула, преобразующая энергию. Если клетки автотрофа размельчить, а зеленую массу растворить в спирте или ацетоне и разделить с помощью метода хроматографии, то почти всегда получаются два соединения. Эти соединения принадлежат к группе веществ, известных под названием **хлорофиллов**. Один из них называется хлорофиллом **а**, а другой — хлорофиллом **б**. Структурная формула хлорофилла **а** приведена на рисунке 9—7. При изучении этой структуры заметно, что атомы азота и углерода образуют кольца, они в свою очередь образуют

большое кольцо, в центре которого находится атом магния.

Последующее экспериментальное изучение хлорофиллов, особенно хлорофилла *a*, показывает, что эти вещества хорошо поглощают длины волн в красной и синей части видимого спектра и отражают зеленую часть спектра.

Растворение и анализ хлорофиллов с помощью хроматографии — это лишь предварительные данные. После этого мы можем изучить поглощение различных световых волн видимого спектра хлорофиллом *a*, растворенным в спирте или каком-либо другом растворителе. Различными приборами мы можем также измерить длину световой волны, поглощаемой хлорофиллом *a* в живой клетке. Длина волн, поглощенных хлорофиллом *a* живой клетки, отличается от длин волн, поглощаемых растворенным хлорофиллом *a*. Действительно, опыты, сделанные Ц. С. Френчем и другими из института Карпачи в Вашингтоне, показали, что в живой клетке имеется несколько видов хлорофилла *a*. Они поглощают волны различной длины в красной области видимого спектра, хотя при растворении пигмента обнаруживается только один вид хлорофилла *a*. Эти загадочные результаты несколько прояснились после того, как выяснилось, что хлорофилл *a* в живых клетках крепко связан с белками и липидами цитоплазматических структур, известных под названием хлоропластов.

Вероятно, имеется несколько способов присоединения хлорофилла *a* к белкам и липидам, от которых и будет зависеть поглощение света. Для того чтобы понять, как осуществляется фотосинтез, мы должны изучать не только состав, но и строение молекул фотосинтезирующих систем. Как это часто бывает в биологии, функция объекта становится понятной только тогда, когда изучена его структура. Так и в нашем случае структура хлорофилла может быть разгадкой процесса поглощения и превращения энергии.

Кроме хлорофилла, автотрофы содержат и другие пигменты, например желтые и оранжевые. Их роль в процессе фотосинтеза до сих пор не вполне ясна. Известно лишь, что они поглощают свет определенных длин волн и передают поглощенную световую энергию хлорофиллу. Однако никакой другой пигмент не может полностью заменить хлорофилл.

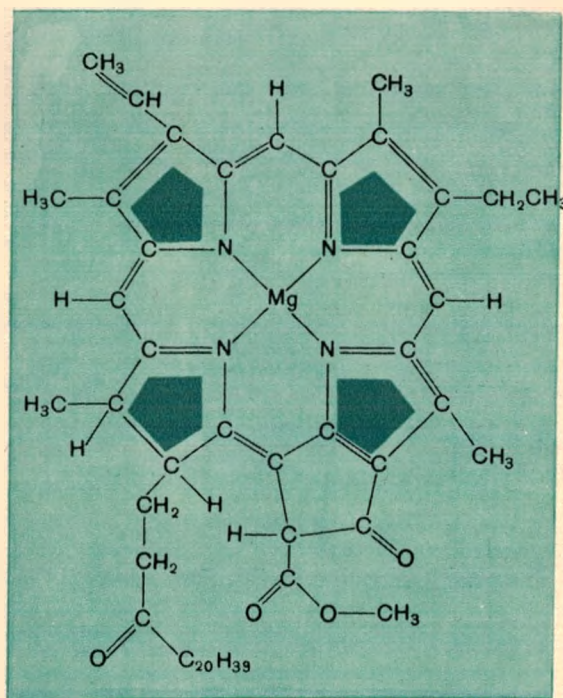
В клетках, не содержащих хлорофилл, фотосинтез не происходит.

Являются ли молекулы хлорофилла уникальными только потому, что они поглощают лучистую энергию? Вовсе нет. Они единственны в своем роде, потому что энергия, которую они поглощают, может быть затем использована в химической реакции процесса фотосинтеза. Хлорофиллы (в особенности хлорофилл *a*) способны переносить поглощенную энергию, которая используется затем для осуществления химических реакций. Эти реакции определяют общее количество энергии, запасенной в химических связях соединений, содержащихся в клетке аутотрофа.

Пока неизвестно, каким образом лучистая энергия превращается в химическую энергию. Современная теория построена на том, что квант света поглощается электроном в молекуле хлорофилла. Эта энергия настолько возбуждает электрон, что он покидает молекулу хлорофилла. Затем электрон присоединяет к себе какая-либо другая молекула. Хлорофилл отдает электрон, т. е. служит «донором» электрона. Лишившись электрона, хлорофилл становится электронным «акцепто-

125

9—7. Молекулярная структура хлорофилла *a*.



ром». В процессе захвата другого электрона, вместо отданного, энергия передается на осуществление определенных реакций, которые в конечном итоге приводят к образованию углеводов. Насколько справедлива эта теория, нельзя определить на основании имеющихся экспериментальных данных, однако она согласуется с современной химической теорией.

Важно отметить, что сам по себе факт превращения световой энергии в химическую был первым существенным этапом в эволюции автотрофов. Образование хлорофиллов или сходных с ними светопоглощающих пигментов у гетеротрофов был, вероятно, первой ступенью в этой эволюции.

126 ● Сырьем для большинства автотрофов является двуокись углерода и вода. С помощью этих веществ живая клетка в присутствии солнечного света способна образовывать углеводы; освобождаясь при этом кислород является побочным продуктом. Процесс фотосинтеза будет ускоряться по мере увеличения интенсивности света — до определенной точки. То же будет происходить в случае увеличения количества двуокиси углерода или тепла. При максимальной световой интенсивности повышение температуры приведет к еще большему ускорению процесса фотосинтеза. Это указывает на то, что при фотосинтезе идут по крайней мере две основные реакции: реакция, контролируемая светом, и реакция, которая контролируется только ферментами. Хлорофилл — это ключевая молекула в реакциях, в которых участвует свет. Имеется множество молекул, чувствительных к свету и даже способных поглощать свет. Но только хлорофилл и, вероятно, только хлорофилл обладает способностью поглощать свет и затем превращать его в химическую энергию. Это единственный в своем роде процесс, при котором происходит перенос электрона к другим молекулам внутри клетки.

Проверьте себя

1. О чем говорит и о чем не говорит уравнение $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$? 2. Какой существует относительно легкий способ наблюдения за ходом фотосинтеза и его скоростью? 3. Что такое

манометр? 4. Какие факторы влияют на скорость фотосинтеза? 5. Как меняется способность хлорофилла поглощать свет после его выделения из клетки? Происходит ли что-либо похожее внутри живой клетки? 6. Почему хлорофиллы — это уникальная в своем роде группа химических веществ?

Механизмы фотосинтеза

9—8. В фотосинтезе участвуют световые и темновые реакции. Ученые, установившие, какие вещества участвуют в фотосинтезе и какие получаются, не смогли ответить на один важный вопрос. Именно: что происходит со световой энергией, которая поглощается растением в ходе процесса? Напомним, что энергия не может самопроизвольно появляться и исчезать. Она может лишь переходить из одной формы в другую.

Было обнаружено, что органические соединения — продукты фотосинтеза — имеют более высокую химическую энергию, чем двуокись углерода и вода, из которых они образуются. Избыток химической энергии мог получиться только в результате воздействия света. Стало быть, фотосинтез есть процесс преобразования энергии света в химическую энергию.

Фотосинтез представляет собой некий мост между солнечной энергией и энергией, необходимой для жизни на Земле. Никакие другие процессы в клетках не могут непосредственно использовать солнечную энергию. Она может быть использована лишь после преобразования в энергию химическую. Это преобразование осуществляется организмами, способными к фотосинтезу. Они поглощают солнечную энергию и используют ее для «перетасовки» атомов воды и двуокиси углерода, в результате которой между ними образуются химические связи с более высоким энергетическим потенциалом. Продуктами такой «перетасовки» являются кислород и органические соединения, которые покрывают энергетические нужды растений и животных.

Как только было установлено, что происходит при фотосинтезе, ученые стали выяснять, как это происходит.

Внутренние процессы фотосинтеза оставались совершенно загадочными, как если бы они были упрятаны в «ящик», изображенный на рис. 9—2. «Ящик» бросил вызов ученым нашего столетия. Они

должны были разгадать загадку, узнать, что внутри.

Первые догадки о содержимом «ящика» появились в 1905 году в результате экспериментов, выполненных в Англии Ф. Ф. Блекманом. Он начал с исследования влияния яркости или интенсивности света. Ученый предположил, что, поскольку процессами фотосинтеза движет энергия света, при более интенсивном свете синтез должен идти быстрее. Когда Блекман измерил и построил графики скорости фотосинтеза при различных интенсивностях света, он получил зависимость, подобную кривым на рис. 9—5. При относительно низких исходных интенсивностях с увеличением интенсивности скорость синтеза растет. Однако при высоких значениях интенсивности света скорость стремится к некоторому предельному значению. Дальнейшее увеличение интенсивности света почти не увеличивает скорость фотосинтеза.

Далее Блекман исследовал совместное влияние на фотосинтез температуры и света (рис. 9—6) и обнаружил, что при температуре между 30 и 40°C с повышением температуры скорость фотосинтеза уменьшается вне зависимости от яркости света. Но в диапазоне 0—30°C увеличение температуры приводило к весьма различным результатам, которые были связаны с яркостью освещения.

При низких интенсивностях света увеличение температуры почти не оказывает воздействия на фотосинтез. При высокой яркости, напротив, увеличение температуры значительно увеличивает скорость фотосинтеза.

Исходя из результатов своих экспериментов, Блекман пришел к выводу, что в фотосинтезе участвуют как световые, так и темновые реакции. В общем случае, темновая реакция может идти и не идти в темноте. Такие реакции называются темновыми в том смысле, что они могут происходить без света. Блекман заключил, что, когда в его экспериментах интенсивность засветки была недостаточной, скорость фотосинтеза целиком определялась именно яркостью света. При недостаточной засветке повышение температуры не может вызвать ускорения фотосинтеза. При яркостях, достаточно больших для поддержания световой реакции, скорость фотосинтеза определяется главным образом скоростью про-

текания темновой ферментативной реакции. Повышение температуры ускоряет темновую реакцию и, таким образом, увеличивает скорость фотосинтеза.

Представление, согласно которому в фотосинтезе участвует темновая реакция, было совершенно новым. Теперь ученые могли выяснять, каков вклад в фотосинтез световых реакций и реакций, не зависящих от яркости света.

9—9. В световой реакции участвует вода. При фотосинтезе разлагаются два вещества: вода и двуокись углерода. Можно допустить, что разложение одного из веществ происходит при световой реакции, а второго — при темновой.

Какое из веществ и при каких условиях разлагается?

Одно время специалисты склонялись к мысли, что на свету разлагается двуокись углерода. Эта точка зрения была выдвинута впервые Ингенгаузом в 1796 году. Спустя много лет она оказалась весьма привлекательной для химиков — по той причине, что позволяла легко объяснить образование углеводов, основного продукта фотосинтеза.

В 1930 г. сотрудник Стенфордского университета К. В. Ван-Ниль выдвинул совершенно противоположную гипотезу. Он исследовал бактериальный фотосинтез, при котором кислород не выделяется. Некоторые бактерии, способные к фотосинтезу, образуют углеводы из двуокиси углерода и сероводорода (H_2S), а не воды (H_2O). При бактериальном фотосинтезе такого типа сера является побочным продуктом. В результате она выделяется или накапливается в бактериальных клетках. Кислород при этом не выделяется.

Сопоставив уравнения бактериального фотосинтеза с уравнением фотосинтеза растительного, Ван-Ниль пришел к выводу, что свет не разлагает двуокись углерода. Как он пришел к такому выводу?

Сравнивая уравнения бактериального $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + 2\text{S} + \text{H}_2\text{O}$ и растительного фотосинтеза $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O}$, легко заметить, что уравнение растительного фотосинтеза, приведенное на стр. 124, несколько видоизменено — к обеим его частям прибавлена молекула воды.

Уравнения бактериального и растительного фотосинтеза различаются тем, что в левой части вместо воды фигури-

рует сероводород, а в правой — вместо кислорода (O_2) — два атома серы ($2S$).

Ван-Ниль заключил, что при световых реакциях в бактериях разлагается сероводород, а не двуокись углерода, так как в результате выделяется сера, а не кислород. Он предположил, что световые реакции при растительном и бактериальном фотосинтезе сходны. А поскольку при световых реакциях в бактериях разлагается сероводород, то при световых реакциях в растениях должно разлагаться вещество, содержащее водород — вода. Затем водород взаимодействует с двуокисью углерода и образуется CH_2O . Остальные атомы — кислород у растений и сера у бактерий — выделяются как побочные продукты.

Таким образом, согласно гипотезе Ван-Нилья, функция света в растительном фотосинтезе состоит в разложении воды, а не двуокиси углерода. Эта гипотеза привела к некоторым интересным заключениям. Растительный фотосинтез по существу представляет собой перенос водорода из воды к двуокиси углерода. В этом случае вода является донором водорода, а двуокись углерода — его акцептором. Для образования двух молекул воды необходимо четыре атома водорода на каждую молекулу двуокиси углерода. Весь кислород, выделяющийся при фотосинтезе, получается в результате разложения воды, а не углерода.

Что получается при темновых реакциях в фотосинтезе? Новые гипотезы связывают темновые реакции с разложением двуокиси углерода. Теперь мы можем считать, что таинственный «ящик», в котором заключены секреты фотосинтеза, разделен на меньшие «ящики»:

а) «световой ящик», в котором хранятся секреты расщепления светом воды на кислород и водород;

б) «темновой ящик», содержащий тайну преобразования двуокиси углерода в углеводы.

В первой части книги мы говорили, что наука продвигается вперед только тогда, когда гипотезы проверяются и подтверждаются экспериментами. Гипотеза Ван-Нилья была основана на сходстве бактериального и растительного фотосинтеза. Исходя из того, что некоторые части этих процессов похожи, он считал, что, вероятно, сходны и все прочие части. Ученые стали искать прямых подтверждений

этой гипотезы. Они хотели выяснить, что именно происходит в «ящиках». Каким образом вода разлагается светом? Как водород переходит от световых к темновым реакциям? Каким образом двуокись углерода преобразуется в углеводы при темновых реакциях?

Сначала мы рассмотрим «темновой ящик» и ситуацию с двуокисью углерода. **9—10. Гетеротрофы усваивают двуокись углерода.** Успехи в одной области науки часто способствуют прогрессу в других областях. В конце сороковых годов биологи получили прекрасные методы исследования от физиков и химиков. Физики нашли способ изготовления радиоактивных изотопов. Биологам стал доступен радиоактивный углекислый газ. Атом углерода в радиоактивном углекислом газе испускает ионизирующее излучение, и поэтому можно проследить его присутствие в любых соединениях.

Химики разработали метод обнаружения очень малых количеств органических соединений, который был назван бумажной хроматографией. Она позволяет разделить компоненты смесей на фильтровальной бумаге. Разделенные компоненты можно анализировать и опознавать.

Первые эксперименты биологов с радиоактивным углеродом дали некоторые непонятные результаты. В частности, было обнаружено, что даже клетки, которые не содержат хлорофилл и не могут использовать световую энергию, тем не менее могут поглощать и использовать двуокись углерода. Например, в одном из экспериментов клетки печени образовывали радиоактивные углеводы из радиоактивного углекислого газа.

Эти открытия поколебали представление почти полутора столетней давности, согласно которым только автотрофы способны образовывать органические соединения из углекислого газа. Стало ясно, что таким образом могут использовать двуокись углерода почти все клетки — и гетеротрофы, и автотрофы. Но, в таком случае, есть ли разница в способе образования органических веществ гетеротрофами и автотрофами? Есть, и существенная. Для преобразования двуокиси углерода в органические соединения нужна энергия. Гетеротрофы могут получать эту энергию только за счет разложения уже существующих органических соединений. При этом не происходит увеличе-

ния общего количества органических соединений. Но при образовании органических соединений автотрофами путем фотосинтеза используется энергия света, т. е. автотрофы увеличивают общее количество органических соединений.

Эти новые сведения из биохимии живых клеток изменили представления ученых о роли световой реакции в фотосинтезе. Оказалось естественным допустить, что темновой процесс фотосинтеза есть не что иное, как расщепление двуокиси углерода. Если гетеротрофы могут использовать двуокись углерода без световой энергии, то, вероятно, это могут делать и автотрофы.

9—11. Углеродный цикл — темновая фаза фотосинтеза. Прямое подтверждение того факта, что ассимиляция двуокиси углерода есть «темновая реакция» фотосинтеза, было получено М. Кальвином и его сотрудниками в университете Беркли в Калифорнии. Кальвин исходил из предположения, что двуокись углерода превращается в углеводы в результате серии отдельных химических реакций. Он считал, что если удастся остановить этот процесс «на полпути», то можно будет получить промежуточные соединения. Если растение поглощает радиоактивный углекислый газ, то он «пометит» все промежуточные соединения. Они будут содержать радиоактивный углерод и их будет легко отличить от других углеродных соединений в клетке. Если разделить и опознать эти «меченые» промежуточные продукты методом бумажной хроматографии или другими средствами, то можно проследить путь углерода от углекислого газа к углеводам.

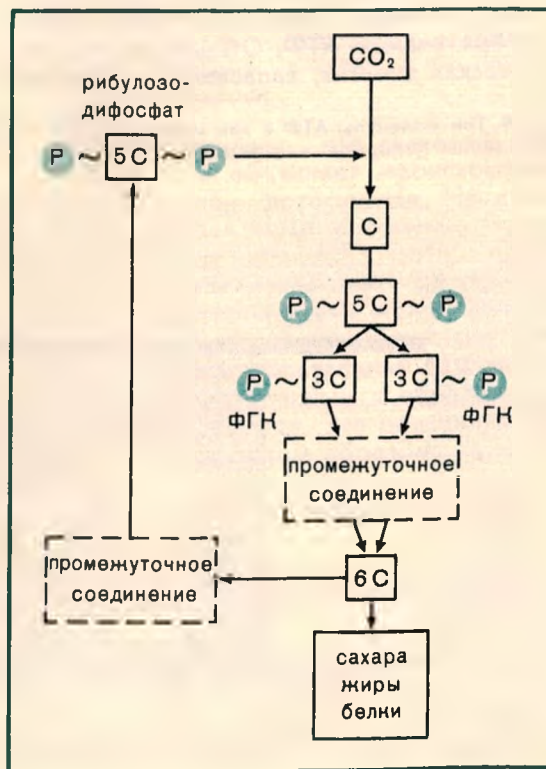
Такой подход дал интересные результаты. Когда фотосинтезирующие клетки были подвергнуты действию радиоактивного углекислого газа в течение всего нескольких секунд, почти весь углерод превратился в одно триуглеродное (3C) соединение — фосfogлицериновую кислоту. Известно, что эта кислота получается при разложении глюкозы в результате брожения. В дальнейшем Кальвин экспериментально показал, что образование фосfogлицериновой кислоты является результатом одной из серий реакций преобразования двуокиси углерода в глюкозу. Вся совокупность реакций называется **углеродным циклом**. Основные черты углеродного цикла представлены

на рисунке 9—8: 1. Двуокись углерода (CO_2) вступает в цикл и, реагируя с пятиуглеродным (5C) соединением, образует нестабильный промежуточный шестиуглеродный продукт (6C), который затем распадается на две молекулы фосfogлицериновой (3C) кислоты. 2. В результате фотосинтеза часть триуглеродных соединений превращается в глюкозу. Остаток их идет на восстановление пятиуглеродного (5C) соединения, которое вновь вступает во взаимодействия на следующем этапе углеродного цикла. Углеродный цикл оказался более сложным, чем одна «темновая реакция», связывающая углерод в ходе фотосинтеза. Для преобразования двуокиси углерода в глюкозу необходимо 12 различных ферментативных реакций. Тем не менее, идея «темнового процесса» в основном верна, ввиду того, что все эти реакции идут независимо от освещенности. Поэтому мы будем обобщенно называть их темновой стадией фотосинтеза.

Ранее не отмечали, что для образования органических соединений из двуокиси

129

9—8. Упрощенная диаграмма пути углерода при фотосинтезе.



углерода нужна энергия. Для нормального протекания углеродного цикла нужен постоянный приток энергии. Она поставляется двумя веществами: АТФ и $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$. Об АТФ мы рассказывали в главе 6. Напомним, что АТФ — самая распространенная форма энергетической «валюты» в клетке. В живой клетке $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$ является носителем водорода. ТПН обозначает трифосфопиридиннуклеотид. Это вещество называют также НАДФ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат. В результате взаимодействия с водородом он превращается в $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$. Атомы водорода, необходимые живым клеткам для образования органических соединений, обычно переносятся молекулами $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$. Их химическая энергия достаточна для того, чтобы передать водород почти любой другой молекуле клетки.

Приток энергии необходим не на всех этапах углеродного цикла. Голубые стрелки на рис. 9—9 показывают, на каких этапах нужны АТФ и $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$. Для «вовлечения» одной молекулы двуокиси углерода в углеродный цикл нужны три молекулы АТФ и две молекулы $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$. Для образования одной молекулы глюкозы из шести молекул CO_2 нужны 18 молекул АТФ и 12 молекул $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$.

9—12. Световая фаза фотосинтеза ведет к образованию АТФ. Откуда берется химическая энергия, запасаемая молекула-

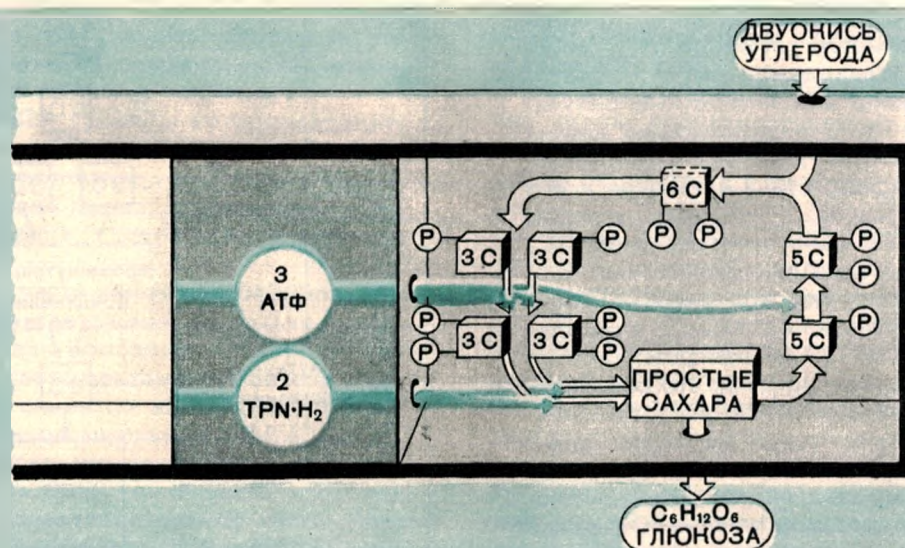
ми АТФ и $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$? Мы уже знаем, что она поставляется светом, под действием которого идет фотосинтез. Таким образом, при фотосинтезе световая энергия преобразуется в энергию химическую. АТФ и $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$ образуются не в отдельной световой реакции, а в результате целой серии реакций. Эта серия называется «световой фазой» фотосинтеза.

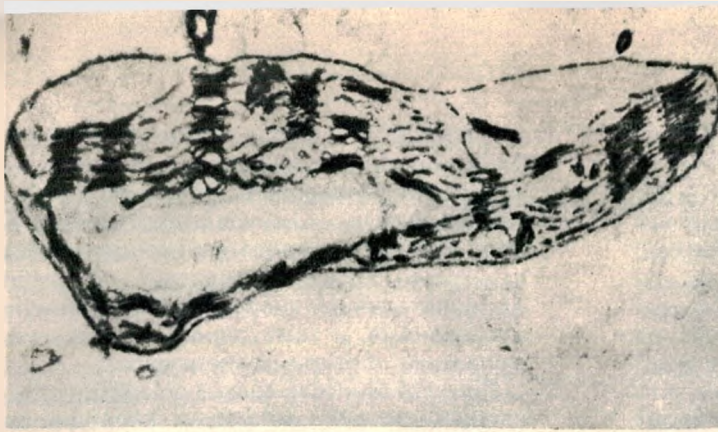
Заметим, что кислород тоже является продуктом растительного фотосинтеза, однако он не связан с ходом углеродного цикла. Поэтому можно ожидать, что кислород образуется совместно с АТФ и $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$ в ходе световой фазы фотосинтеза.

Световая фаза фотосинтеза движет весь процесс в целом. Автомобиль движется за счет энергии, вырабатываемой мотором. Мотор преобразует химическую энергию горючего в механическую энергию, которая вращает колеса. Каков «двигатель» фотосинтеза, осуществляющий преобразование световой энергии в химическую?

Естественно предположить, что «двигатель» фотосинтеза содержит хлорофилл, потому что, как мы уже говорили, хлорофилл является пигментом, который первым поглощает свет. На срезе листа под микроскопом хлорофилл в клетке виден входящим в состав отдельных гранул. Эти гранулы называются **хлоропластами**.

9—9. Три молекулы АТФ и две молекулы $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$ дают энергию, необходимую для вовлечения одной молекулы углерода в углеродный цикл.





9—10. Слева — микрофотография хлоропласта табачного листа, сделанная при помощи электронного микроскопа; справа — несколько хлоропластов в молодом листе боба.

Число хлоропластов в фотосинтезирующих клетках непостоянно. Клетки листьев содержат 20—100 хлоропластов, а одноклеточная водоросль — только 1—2. Форма хлоропластов тоже различна. Хлоропласты высших растений обычно имеют вид дисков толщиной примерно 2 микрона и около 5 микрон в диаметре (напомним, что 1 микрон = 0,001 миллиметра). В последнее время с помощью электронной микроскопии биологи сумели расширить сведения о хлоропластах. Детали структуры одной такой гранулы представлены на рисунке 9—10.

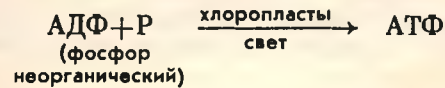
Таким образом, хлоропласты являются «двигателями» фотосинтеза. Наравне с хлорофиллом, они содержат ферменты и другие катализаторы, необходимые для преобразования световой энергии в химическую. Фактически весь процесс растительного фотосинтеза происходит в хлоропластах. Как это было установлено?

Уже сто лет назад ботаники считали, что фотосинтез, вероятно, происходит в хлоропластах, однако доказать это до сравнительно недавнего времени не удавалось. В 1937 г. Р. Хилл, сотрудник Кембриджского университета в Англии, обнаружил, что, если хлоропласты выделить из живой клетки, они начинают вырабатывать кислород. Для этого необходима лишь среда, содержащая некоторые соединения железа. Эту реакцию стали называть реакцией Хилла. Однако сама по себе она еще не подтверждала, что изолированные хлоропласты могут образовывать углеводы из двуокиси углерода. А без доказательств ученые не могли быть уверены, что фотосинтез целиком совершается в хлоропластах.

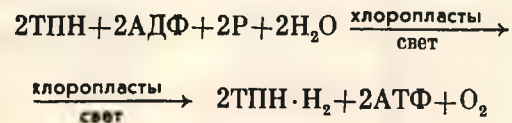
Дальнейшие исследования были выполнены Д. Арноном в Калифорнийском уни-

верситете в Беркли. Им были сделаны два важных открытия.

Во-первых, он обнаружил, что изолированные хлоропласты на свету действительно преобразуют двуокись углерода в углеводы, и во-вторых, им было установлено, что изолированные хлоропласты могут на свету образовывать АТФ даже в том случае, когда двуокись углерода к ним не поступает. (Этот новый процесс образования АТФ был назван фотосинтетическим фосфорилированием.) Мы будем называть этот процесс **световым образованием АТФ**. Соответствующая реакция может быть представлена, как:



Сначала казалось, что световое образование АТФ объясняет происхождение всей АТФ при фотосинтезе. На самом деле световая АТФ составляет только часть общего количества этого соединения, образующегося при фотосинтезе. Спустя некоторое время Арнон и его сотрудники обнаружили другой тип реакции, в котором образование АТФ на свету оказалось связанным с образованием $\text{ТПН} \cdot \text{H}_2$ и кислорода. Эта реакция может быть записана таким образом:



Первый из двух процессов образования АТФ на свету, в результате которого получается только АТФ, был назван **циклическим**. Второй, при котором кроме АТФ

образуется кислород и $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$, назвали нециклическим.

Нециклический процесс приводит к образованию всех продуктов, которые получают в световой фазе фотосинтеза: АТФ, $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$ и кислорода. Есть ли при этом какая-нибудь необходимость в циклическом процессе? Чтобы ответить на этот вопрос, вернемся к диаграмме углеродного цикла (рис. 9—9). Заметим, что на каждую молекулу двуокиси углерода необходимы три молекулы АТФ и две молекулы $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$.

В заключение напомним, что в световую фазу фотосинтеза входит циклическое и нециклическое образование АТФ на свету. Нециклический процесс приводит к образованию кислорода, АТФ и $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$. Циклический процесс составляет дополнительную АТФ, необходимую для нормального хода углеродного цикла. Источником энергии, обеспечивающим протекание этих процессов, является свет.

9—13. Энергия света вызывает появление потока электронов. До сих пор мы описывали только процессы циклического и нециклического образования АТФ на свету и ничего не говорили о том, каким образом энергия света используется для образования АТФ и $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$.

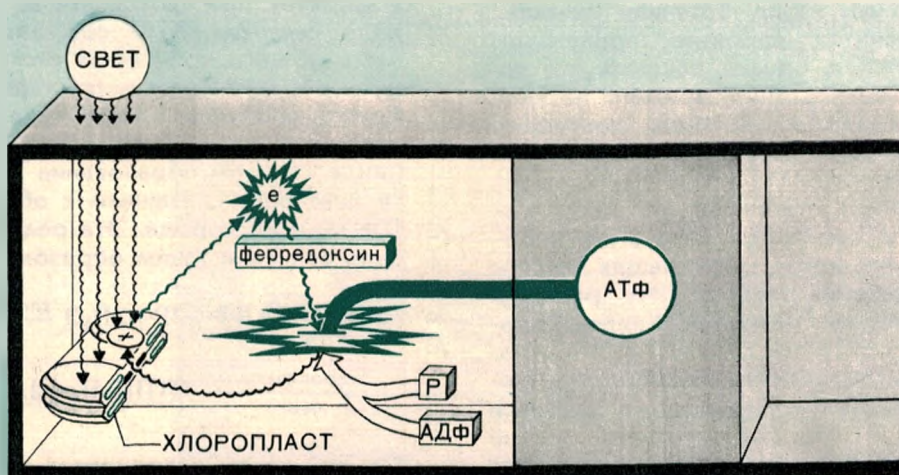
Когда молекулы поглощают световую энергию, они «возбуждаются» и передают

поглощенную энергию своим электронам. Электроны с высокой энергией могут покидать возбужденные молекулы и присоединяться к молекулам другого вещества. Молекулы, присоединяющие к себе электроны с высокой энергией, получают дополнительную энергию, переносимую электронами, и сами становятся «энергетичными», «богатыми энергией».

При фотосинтезе световую энергию поглощают именно молекулы хлорофилла. Считается, что возбужденные молекулы хлорофилла отдают электроны с высокой энергией. Эти электроны перехватываются другими молекулами, химическая энергия которых в результате увеличивается. Световая энергия преобразуется в химическую в момент, когда электрон переходит от возбужденной молекулы к молекуле другого вещества. Вещество, присоединяющее такие электроны, может в свою очередь передать их другим молекулам и таким образом высвободить вновь приобретенную химическую энергию для образования АТФ и $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$.

Недавние наблюдения дают основания полагать, что электроны, отдаваемые возбужденным хлорофиллом, присоединяют к себе вещество ферредоксин, которое представляет собой протеин, содержащий атомы железа. Его обнаруживают во всех фотосинтезирующих клетках. Общая теория энергообмена при фо-

9—11. Циклический процесс образования АТФ на свету.



тосинтезе в приложении к циклическому процессу образования АТФ отражена на рисунке 9—11. Принято считать, что энергия, приобретенная ферредоксином, высвобождается в результате серии электронных переходов. Ферредоксин отдает электроны другому веществу, которое передает их третьему и т. д. При каждом переходе высвобождается некоторая энергия. Она используется для образования АТФ. В конце концов электроны «растрачивают» избыток энергии и заполняют собой «дырки», которые образовались в результате первых переходов электронов к ферредоксину. После возвращения электрона в хлорофилл начинается новый цикл поглощения света и обмена энергии.

Что происходит при нециклическом процессе образования АТФ? Считают, что основные этапы обмена энергии здесь те же, что и при циклическом процессе, но при этом есть некоторые важные отличия. Сходство состоит в том, что возбужденные светом молекулы хлорофилла отдают электроны ферредоксину. Однако электроны, отданные ферредоксину, не возвращаются в конце цикла к хлорофиллу и не заполняют «дырок». Вместо этого они переходят к ТПН. К ТПН переходят также два протона из молекулы воды. В результате молекула ТПН превращается в $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$: два электрона и два прото-

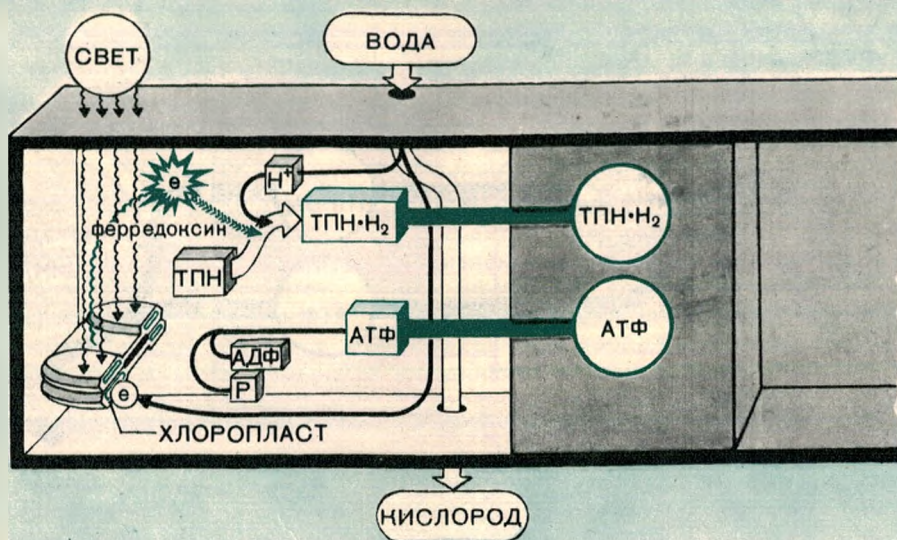
на (2H^+) образуют два атома водорода в $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$. «Дырки», оставшиеся в молекулах хлорофилла, заполняются электронами воды. После того как молекулы воды отдают электроны и протоны, остаются только атомы кислорода. Они объединяются в молекулы (O_2) и выделяются в виде газа. Одновременно образуются две молекулы АТФ (рис. 9—12).

В настоящее время существует много свидетельств в пользу такого представления о световой фазе фотосинтеза, однако многое еще предстоит выяснить и уточнить. Особенно ощутим недостаток точных сведений о характере реакций фотосинтеза, которые высвобождают кислород из воды. Процесс фотосинтеза в целом в том виде, как он представлен на рисунке 9—13, и в настоящее время является объектом интенсивных исследований.

● На рисунке 9—13 на одной диаграмме представлены две фазы фотосинтеза — световая и темновая — и показаны связи между ними. Поглощение света хлорофиллом в световой фазе ведет к реакциям переноса электронов, которые высвобождают кислород из воды и образуют АТФ и $\text{ТПН}\cdot\text{H}_2$. Эти соединения обеспечивают протекание углеродного цикла, в котором двуокись углерода преобразуется в сахар.

133

9—12. Нециклический процесс образования АТФ.



♦ Проверьте себя

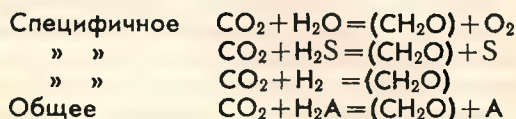
1. Почему часть процесса фотосинтеза называется «темновой реакцией»? 2. Каков общий вид кривой зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света? 3. Как влияет температура на скорость фотосинтеза? 4. В какой из реакций фотосинтеза — световой или темновой — принимает участие вода? 5. Каков вывод Ван Нилья о связи между освещенностью и использованием двуокиси углерода в фотосинтезе? 6. Если CO_2 является акцептором водорода при фотосинтезе, то каков его донор? 7. Каким образом CO_2 используется гетеротрофами? 8. Каков углеродный цикл в темновой фазе фотосинтеза и затем используются в темновой? 9. Сравните циклический и нециклический процессы образования АТФ.

Эволюция фотосинтеза

9—14. Сходство и различие типов фотосинтеза. Тип фотосинтеза, в котором вода выступает в качестве источника электронов, встречается у зеленых водорослей и зеленых растений. Однако, подобно тому как в процессе эволюции выработались различные типы брожения, так же и в процессе эволюции возникли различные типы фотосинтеза. Например, у некоторых бактерий источником электронов служит не вода, а сероводород. Другие фотосинтезирующие организмы используют в качестве источника электронов соединения, содержащие водород. Некоторые используют даже газообраз-

ный водород. Вначале было замечено различие в процессах фотосинтеза, и не обратили внимания на сходство.

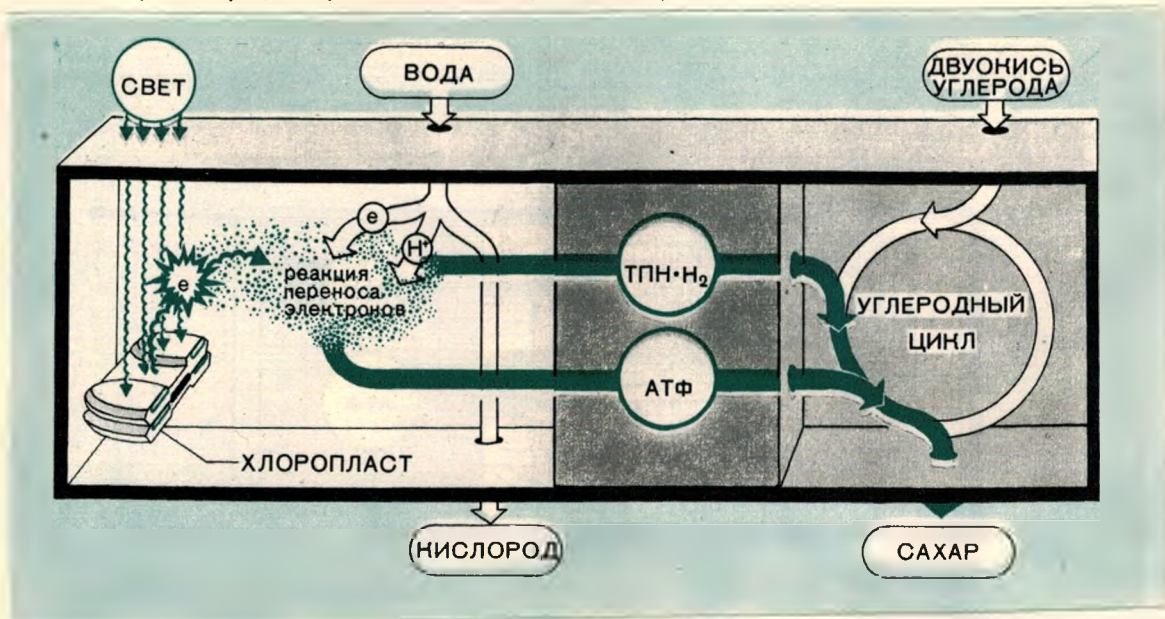
Как уже упоминалось, Ван Ниль первый предположил, что различные типы фотосинтеза в своей основе сходны. Его результаты могут быть проиллюстрированы в виде суммарного уравнения для каждого типа фотосинтеза и затем написаны в виде общего уравнения, которое справедливо для каждого типа.



В общем уравнении А может быть кислородом, серой или вообще ничем, как в случае использования в качестве источника электронов водорода. На рисунке 9—14 показано скопление бактерий, которые используют сероводород при фотосинтезе. В этом случае аутоτροφ не выделяет кислорода.

9—15. Живой материал для экспериментальных целей. В главе 6 говорилось о важности изучения изолированных ферментов и наблюдения за их поведением вне живых систем. Аналогично исследование фотосинтеза зависело от того, насколько просто можно было выделить отдельные части процесса.

9—13. Диаграмма процесса фотосинтеза по современным представлениям.





9—14. Светлые пятна на этой фотографии — колонии сероводородных бактерий, которые используют сероводород при фотосинтезе почти так же, как зеленые растения используют воду.

Частично описание фотосинтетического процесса было сделано в 1919 г. немецким биохимиком Отто Варбургом, который использовал в опытах по изучению фотосинтеза одноклеточную зеленую водоросль хлореллу. Это позволило провести исследование, не пользуясь сложной аппаратурой, необходимой при исследовании листьев. Хлорелла (рис. 9—15) с тех пор стала излюбленным организмом в опытах по исследованию фотосинтеза.

Однако в клетках хлореллы, помимо фотосинтеза, идут другие процессы. Например, клетки окружены мембраной, которая пропускает вещества в клетку. Поэтому те вещества, которые экспериментатор хотел бы ввести в клетку, могли и не проникнуть через мембрану. Необходимо было изолировать клеточную структуру, ответственную за фотосинтез.

До 1937 г. считали, что такие сложные образования, как хлоропласты, в которых идет фотосинтез, теряют способность функционировать после выделения из клетки. Однако в 1937 г. английский биолог Робин Хилл, а за ним Даниель Арнон из Калифорнийского университета выяснили, что в изолированных частицах сохраняется способность к осуществлению части и даже всего процесса фотосинтеза: выделению кислорода на свету и превращению двуокиси углерода и воды в углеводы и кислород без снабжения какой-либо энергией извне, кроме света.

Изолированные хлоропласты могут быть использованы в качестве почти идеального экспериментального материала. Но мы можем только предположить, что изолированные хлоропласты



9—15. Микрофотография хлореллы — зеленой водоросли, используемой во многих экспериментах по фотосинтезу.

функционируют точно так же, как и те, которые находятся внутри живых клеток.

Хлоропласты — это высокоорганизованные клеточные структуры. На рисунке 9—10 показаны две фотографии хлоропластов. На них нельзя увидеть определенного расположения молекул хлорофилла, липидов и белков (включая ферменты) в этих структурах. Разработано множество моделей, показывающих аналогично модели ДНК Уотсона и Крика, каким образом могут быть расположены молекулы хлорофилла и других веществ. Тем не менее эти модели не могут объяснить полностью все накопленные факты, связанные с фотосинтезом.

9—16. Первый автотроф. Похож ли какой-либо из современных фотосинтезирующих организмов на первые автотрофы? В какой последовательности происходили изменения в процессе эволюции, в результате которых образовались различные виды фотосинтезирующих организмов? У первых автотрофов не сразу возник весь сложный механизм фотосинтеза. Эволюция предполагает накопление небольших изменений. Каковы же основные характеристики фотосинтеза и каково их значение в эволюции автотрофов?

Во-первых, способ, по которому углеродные соединения превращаются из двуокиси углерода в углевод, в основном одинаков у всех организмов, как у автотрофных, так и у гетеротрофных. Причина этого сходства заключается, вероятно, в том, что ферментная система, сложившаяся у гетеротрофов, была приспособлена к фотосинтезу первыми автотрофами.

Во-вторых, соединения, которые поглощают световую энергию и превращают ее в химическую энергию, весьма сходны между собой, несмотря на некоторые различия. У хлорофиллов значительно больше сходства, чем различий. Это сходство предполагает общее эволюционное происхождение.

В-третьих, изучение различных типов фотосинтеза показывает, что все они очень сложны. По-видимому, у современных организмов не существует простых типов фотосинтеза. Однако разумно предположить в соответствии с теорией эволюции, что сначала возникла очень простая форма фотосинтеза, которая постепенно развилась до современного сложного процесса.

В-четвертых, связь между световой энергией и превращениями углерода одинакова для всех исследованных организмов. Пиридиннуклеотид и АТФ, по-видимому, являются универсальными переносчиками энергии. Так как эти соединения, кроме того, участвуют в других химических процессах клетки (например, в брожении), то можно предположить, что клетки просто приспособили те системы, которые уже использовались при брожении.

В-пятых, любые соединения могут быть источниками электронов, заменяющих электрон, потерянный хлорофиллом. Водород почти не требует химической энергии, за исключением энергии активации, поставляемой АТФ. Образование кислорода из воды требует затраты большого количества химической энергии. Другие источники электронов требуют меньшего количества энергии. Эти факты не дают основания предполагать, что какая-либо из этих форм фотосинтеза развилась раньше другой, тем более что во всех этих случаях количество используемого света примерно одинаково.

В-шестых, конечная стадия рассмотренная включает клеточные структуры, в которых локализуются пигменты, и механизмы, ответственные за перенос электрона. Во всех случаях имеется упорядоченная система белков и липидов в слоях толщиной в несколько молекул. Возможным исключением являются маленькие гранулы фотосинтезирующих бактерий, но, кажется, даже они имеют слои белка, липида и пигментов. Кроме того, аналогичные слои толщиной в несколько моле-

кул находят в клеточных мембранах, ядерных мембранах и в других частях клетки.

Таким образом, упорядоченная система, в которой имеются пигменты и молекулы — переносчики электронов, — расположенные так, что могут взаимодействовать друг с другом, является еще одним примером структуры, в которой происходит бесчисленное количество биологических реакций.

Суммируя все это, что можно сказать о первых аутотрофах? Прежде всего, — что ряд условий, необходимых для осуществления процесса фотосинтеза, уже существовал (например, углеродный цикл ферментов). Множество пигментов присутствует в различных организмах; они похожи с точки зрения химических свойств, и когда образовались первые из них, впоследствии могли образоваться остальные. Структуры хлоропластов и других систем, в которые входили пигменты, не отличались друг от друга и от других частей клетки. Оставалось только упорядочить все это в хорошо работающую фотосинтезирующую систему.

Однако все не так просто, как это кажется на первый взгляд. Даже сейчас мы не знаем сопряженности отдельных частей системы. Иногда гипотеза относительно эволюции какого-либо процесса помогает нам понять, как осуществляется этот процесс. Иногда же бывает наоборот — понимание сущности процесса позволяет создать гипотезу относительно эволюции этого процесса. В настоящее время мы не обладаем достаточными данными, которые бы позволили нам создать стройную гипотезу об эволюции фотосинтеза.

Первые аутотрофы смогли выжить благодаря использованию световой энергии. В то же время появление кислорода в атмосфере Земли вызвало изменение условий существования. Те органические соединения, которые теперь случайно образовывались, больше не были устойчивы; они распадались при взаимодействии с кислородом.

Возможно, более важно то, что кислород способствовал развитию системы для освобождения энергии из пищевых продуктов, гораздо более эффективной, чем брожение. Этот новый процесс расщепления пищи является темой нашего следующего раздела.

● Реакции, выработанные в процессе эволюции гетеротрофов, стали частью процесса фотосинтеза. Очень сходные между собой пигменты, вероятнее всего, развились из одного и того же соединения. Хлоропласты или структуры, которые содержат пигменты, также очень похожи друг на друга. Переносчики энергии — пиридиннуклеотид и АТФ — используются всеми аутоотрофами и гетеротрофами. Современные знания об источниках электронов, таких, как вода, сероводород и водород, не дают возможности сделать выводы о том, каким образом развивалось их использование. То же относится и к представлению о хлоропластах и аналогичных им клеточных структурах.

Наш анализ эволюции процесса фотосинтеза аутоотрофов определенно не полон. При более детальном рассмотрении эволюции фотосинтеза оказывается, что ряд звеньев этого процесса до сих пор еще не изучен. Но все говорит в пользу гетеротрофной гипотезы. Участие АТФ и пиридиннуклеотида в гетеротрофных и аутоотрофных реакциях, участие некоторых ферментов и в реакциях брожения, и в реакциях фотосинтеза и тот факт, что множество одних и тех же соединений встречается в обоих процессах, показывают, что один из процессов послужил основой для появления другого. Более вероятно, что первичным был процесс брожения, на основе которого затем сложился процесс фотосинтеза, а не наоборот.

Основная функция фотосинтеза состоит в захвате энергии света хлорофиллом и преобразовании ее в химическую энергию. В световой фазе фотосинтеза образуются АТФ и $\text{TPN} \cdot \text{H}_2$, которые передают ферментам химическую энергию, полученную в световой фазе. Ферменты управляют темновой фазой фотосинтеза. Темновая фаза объединяет реакции преобразования двуокиси углерода, в которых накапливается химическая энергия. Развитие фотосинтеза привело к важным последствиям:

1. Образовались организмы, питание и, стало быть, существование которых зависит от производства органических соединений фотосинтезирующими клетками. 2. Газообразный кислород стал частью земной атмосферы.

◆ Проверьте себя

1. Различные аутоотрофы в процессе эволюции создали различные варианты систем фотосинтеза. Каковы некоторые из этих вариантов? 2. В чем сходство всех типов фотосинтеза? 3. Какую общую роль в процессе фотосинтеза выполняют сероводород (H_2S) и водород? 4. На каком основании говорят, что молекулы хлорофилла имеют общее эволюционное происхождение? 5. Какие вопросы, касающиеся эволюции фотосинтеза, пока остаются без ответа? 6. Если бы в поставленном вами опыте получился график, похожий на тот, который изображен на рисунке 9—13, как бы вы его объяснили?

Развитие дыхания

9—17. Кислород для развития организмов. Атмосферный кислород, от которого зависит существование жизни на Земле, сам является продуктом жизнедеятельности фотосинтезирующих клеток. Переход от примитивной (бескислородной) атмосферы к нынешней (кислородной) был постепенным. Он начался более двух миллиардов лет назад и оказал чрезвычайно сильное влияние на распределение живых организмов по поверхности Земли и их развитие. В этом разделе мы расскажем, каким образом наличие кислорода позволило живым организмам населить области, в которых ранее жизни не было. Кроме того, появление кислорода должно было привести к развитию живых форм, которые могли бы его использовать. По мере увеличения концентрации кислорода в атмосфере живые клетки выработали эффективные средства извлечения энергии из органических соединений, которые непрерывно получались в результате фотосинтеза. Жизнь на Земле стала целиком зависеть от этого процесса — источника кислорода и органических соединений. В настоящее время пополнение атмосферы и океанов кислородом происходит в основном за счет фотосинтеза. Без постоянного выделения кислорода зелеными растениями атмосферные запасы кислорода исчерпались бы очень скоро.

Почему так важен свободный кислород? Почему высшие или более сложные организмы не могли бы развиваться в отсутствие кислорода? Ответы на эти вопросы связаны с двумя важными фактами. Во-первых, кислород является очень эффективным акцептором электронов по сравнению с другими химическими эле-

ментами. Во-вторых, при брожении освобождалась лишь небольшая часть энергии, запасенной в связях органических соединений. Низкий выход энергии этих процессов накладывает ограничение на формы жизнедеятельности, которые организмы могли выработать в процессе эволюции. Присутствие кислорода позволяет организму использовать гораздо больше энергии химических связей в соединениях типа глюкозы.

Кислород и энергия

9—18. Озон становится щитом жизни. Газообразный кислород имеет весьма интересное свойство: он поглощает ультрафиолетовое излучение. При поглощении ультрафиолета молекула кислорода (O_2) распадается на два атома. Получившиеся таким образом атомы объединяются и образуют новый газ (O_3). Это соединение кислорода называется озоном. У него голубой цвет и очень резкий запах.

138

Слой озона в атмосфере поглощает почти все ультрафиолетовое излучение, которое могло бы разрушить жизнь. Небольшое количество ультрафиолета, проникающее сквозь слой озона, может причинить болезненные ожоги, но убить живые организмы не может. Земная жизнь защищена слоем озона до высоты около 50 км от поверхности Земли.

Образование слоя озона оказало сильнейшее влияние на распространение живых организмов по поверхности Земли. Их способность выжить перестала зависеть от водной защиты. Оказалась возможной жизнь на поверхности воды. Впервые в истории Земли даже поверхность суши стала безопасной для живых организмов. Они могли теперь мигрировать во всех направлениях и обитать в местах, где ранее жизнь была невозможна.

Когда произошли эти гигантские сдвиги в условиях жизни на Земле? В точности это не известно, но, по некоторым гипотезам, перелом мог начаться около 600 миллионов лет назад. К тому времени накопилось достаточно озона, чтобы многие колонии фотосинтезирующих организмов могли жить ближе к поверхности воды в океанах, морях и реках. По мере увеличения активности фотосинте-

за в воде увеличивалось количество кислорода в атмосфере и толщина слоя озона. Наконец, озона оказалось достаточно для того, чтобы защитить Землю от опасного ультрафиолетового излучения. Это произошло около 400 миллионов лет назад. Живые организмы смогли безопасно «выползти» из воды и «осесть» на суше.

Предположение 9. Живые организмы стали жить на суше, когда слой озона смог защитить их от опасного излучения.

Интересно, что известные ископаемые подтверждают такую последовательность эволюции. В остатках организмов, возраст которых превосходит 600 миллионов лет, обнаруживаются только примитивные формы жизни. Ископаемые, образование которых закончилось между 600 и 400 миллионами лет назад, содержат следы новых и более сложных живых форм. Некоторые ученые считают, что именно в этот период произошел «биологический взрыв».

Образование слоя озона в атмосфере имело еще одно важное следствие. В разделе 5—10 мы говорили, что ультрафиолетовое излучение Солнца было самым важным источником энергии для образования соединений, которые поглощались гетеротрофами. Что произошло после того, как слой озона стал препятствовать попаданию ультрафиолета на поверхность Земли?

Солнечное излучение, сохранившее способность проникать сквозь слой озона, представляло собой главным образом видимое излучение. Его энергии недостаточно для прямого образования органических соединений. Видимый свет может принимать участие в образовании новых органических соединений только в процессе фотосинтеза. Он оказался единственным процессом, продукты которого увеличивали запасы органических соединений на Земле. Все живые организмы стали использовать продукты фотосинтеза для питания и попали в полную зависимость от хода этого процесса. Единственным исключением являются некоторые, сохранившиеся до настоящего времени бактерии, которые могут извлекать энергию из неорганических соединений без помощи фотосинтеза. Поэтому иног-

да говорят, что человек живет на Земле благодаря фотосинтезу.

9—19. При дыхании кислород используется для высвобождения энергии. В главе 6 мы выяснили, что большинство примитивных организмов получает энергию в результате процессов брожения. Выделение кислорода при фотосинтезе открыло новую эффективную возможность получения энергии для жизни. Используя кислород, организмы стали получать больше энергии из равного количества исходных продуктов (рис. 9—16).

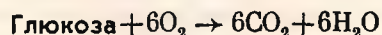
Участие кислорода вносит чрезвычайно существенное отличие в процессы высвобождения энергии из продуктов питания. Первым это заметил Луи Пастер в 1881 г. Он выращивал дрожжевые клетки в разных условиях — в присутствии кислорода и без него, используя в обоих случаях глюкозу в качестве питательной среды. При одинаковом количестве глюкозы в присутствии кислорода получалось в двадцать раз больше дрожжевых клеток, чем без него.

Теперь мы можем дать результатам Пастера достаточно полное объяснение. При брожении в отсутствие кислорода дрожжевые клетки высвобождали только часть химической энергии, содержащейся в молекулах глюкозы. В присутствии кислорода клеточное дыхание высвобождало всю химическую энергию глюкозы. Дыхание есть процесс использования кислорода живыми клетками для высвобождения энергии, содержащейся в продуктах питания.

Для того чтобы понять, почему при дыхании высвобождается значительно больше энергии, чем при брожении, необходимо выяснить, каким образом высвобождается энергия глюкозы — основного источника энергии для подавляющего большинства форм жизни.

В главе 6 мы рассказали, что при брожении энергия выделяется в результате разложения молекулы глюкозы на две молекулы пировиноградной кислоты. Энергия, получаемая клеткой в результате этой реакции, равна энергии двух молекул АТФ. При дыхании каждая молекула глюкозы разлагается на двуокись углерода и воду и дает 38 молекул АТФ. Поэтому неудивительно, что в экспериментах Пастера при дыхании рост клеток был значительно более интенсивным, чем при брожении.

Почему при брожении высвобождается так мало химической энергии? Большая часть этой энергии остается связанной в продуктах брожения (спирте и молочной кислоте), которые образуются из пировиноградной кислоты. При дыхании же глюкоза разлагается на исходные составные части — двуокись углерода и воду, в соответствии с уравнением:



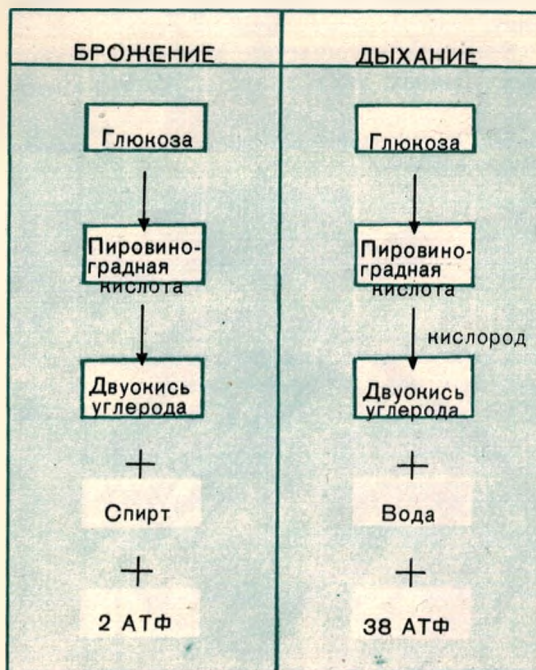
Это уравнение описывает процесс, обратный образованию глюкозы при фотосинтезе.

При фотосинтезе для образования глюкозы из исходных материалов — двуокиси углерода и воды — необходим приток энергии. При дыхании глюкоза разлагается на исходные материалы и высвобождает всю энергию, запасенную в ходе фотосинтеза. Большая часть этой энергии запасается в АТФ, то есть приобретает форму, в которой она может использоваться живыми клетками.

Сравнение процессов дыхания и брожения приводит к весьма важным выводам относительно потока энергии и веществ в живой природе. Поток энер-

139

9—16. Сравнение высвободившейся энергии и конечных продуктов при спиртовом брожении и при дыхании.



гии всегда направлен в одну сторону. Источником энергии для жизни является Солнце. Его энергия поглощается при фотосинтезе, высвобождается при дыхании и расходуется живыми организмами. Вещества — двуокись углерода и кислород — напротив, постоянно участвуют в дыхании и фотосинтезе и используются вновь и вновь. При фотосинтезе двуокись углерода и вода объединяются и образуют органические соединения и кислород. При дыхании, когда кислород взаимодействует с органическими соединениями, освобождаются двуокись углерода и вода, и они вновь могут принимать участие в фотосинтезе.

9—20. Митохондрии и ферменты. Конечные стадии дыхания происходят внутри небольших структур, которые находятся в цитоплазме клеток. Эти структуры, называемые **митохондриями**, считаются силовыми станциями клетки. Обратите внимание на сложную структуру типичной митохондрии, сфотографированной с помощью электронного микроскопа (рис. 9—17 и 9—18).

140 Количество и размер митохондрий у разных клеток различен. Некоторые клетки насчитывают 50, другие около 5000 митохондрий. Число митохондрий для одной клетки, по-видимому, связано с потребностями клетки в энергии и с основной функцией, которую клетка выполняет.

Большое количество экспериментальных данных указывает на то, что мито-

9—17. Митохондрии из лимфатической клетки мыши ($\times 100\,000$).

хондрии являются высокоорганизованными структурами. Эти данные указывают также на то, что в них содержится большое количество строго упорядоченно расположенных ферментов. Точность и упорядоченность многих химических реакций в процессе дыхания, по-видимому, требует высокой организации.

Митохондрии содержат в основном ферменты, которые превращают пировиноградную кислоту в углекислоту и воду. Напомним, что ферменты избирательны по своему действию. Некоторые ферменты, содержащиеся в митохондриях, вырывают электроны из молекул пировиноградной кислоты, другие переносят водород. В результате этого водород и электроны присоединяются к атому кислорода с образованием молекул воды. Другие ферменты содействуют отщеплению углеродных и кислородных групп от пировиноградной кислоты, приводя к образованию углекислоты.

В результате этих реакций выделяется энергия, достаточная для присоединения фосфатных групп к АДФ с образованием АТФ.

9—21. Цикл лимонной кислоты. Цикл реакций, который происходит в митохондриях, называется **циклом лимонной кислоты**, или **циклом Кребса** (по имени Ганса Кребса из Манчестерского университета в Англии). Молекула глюкозы испытывает ряд изменений, прежде чем попадает в митохондрии. В результате этого образуются две молекулы пировиноградной кислоты (3-углеродное соединение) и 8 молекул АТФ.

Эта стадия превращения глюкозы с высвобождением химической энергии очень похожа на брожение, только в присутствии кислорода образуется 8 молекул АТФ вместо двух. Из пировиноградной кислоты образуется и выделяется углекислота и остается уксусная кислота (2-углеродное соединение).

Следующий заключительный этап дыхания начинается с проникновения уксусной кислоты в митохондрии. Там она соединяется с 4-углеродной кислотой, образуя 6-углеродное соединение, известное под названием **лимонной кислоты**. Это 6-углеродное соединение проходит через ряд последовательных реакций, как показано на рисунке 9—19, происходит освобождение углекислоты, вы-



деление атомов водорода и захват электронов ферментами. К концу последовательного ряда реакций 4-углеродное соединение, которое захватывало 2-углеродную кислоту, восстанавливается и вновь готово захватить следующую 2-углеродную кислоту. Вот почему термин «цикл» применяют для описания этой части процесса дыхания. Энергия, выделяемая на этой стадии дыхания, т. е. при расщеплении пировиноградной кислоты на углекислоту и воду, приводит к образованию 30 молекул АТФ из АДФ и фосфата на каждую молекулу глюкозы, которая участвовала в реакции.

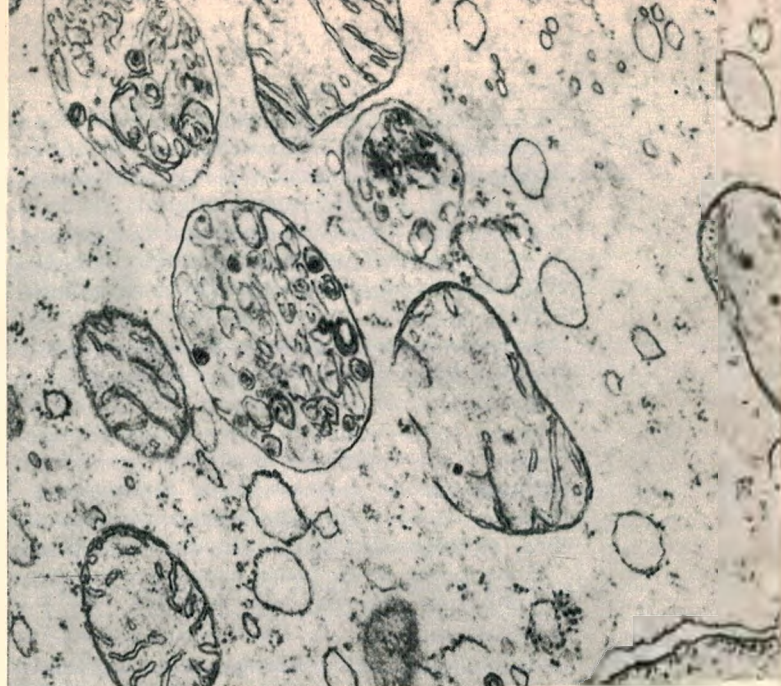
Хотя из описания цикла лимонной кислоты становится ясным превращение пировиноградной кислоты в углекислый газ и воду, остается, однако, неясным, каким образом большое количество энергии, запасенное в молекуле пировиноградной кислоты, превращается в полезную форму.

9—22. Водородный обмен при дыхании связан с реакциями, высвобождающими энергию. Мы отмечали, что высвобождение энергии является важным следствием процесса дыхания. Однако при рассмотрении углеродного обмена об энергии не было сказано ни слова — при реакциях углеродного обмена она не высвобождается. Энергия высвобождается в результате реакций с участием водорода. Водород взаимодействует с кислородом в ходе целого ряда реакций, известного под собирательным названием «водородного обмена» при дыхании.

Водород активно взаимодействует с кислородом. В результате реакции образуется вода и выделяется большое количество энергии. По этой причине смесь газообразного кислорода с водородом весьма взрывоопасна.

В процессе дыхания взаимодействие кислорода с водородом протекает особым образом, так что высвобождающаяся энергия может быть использована живым организмом.

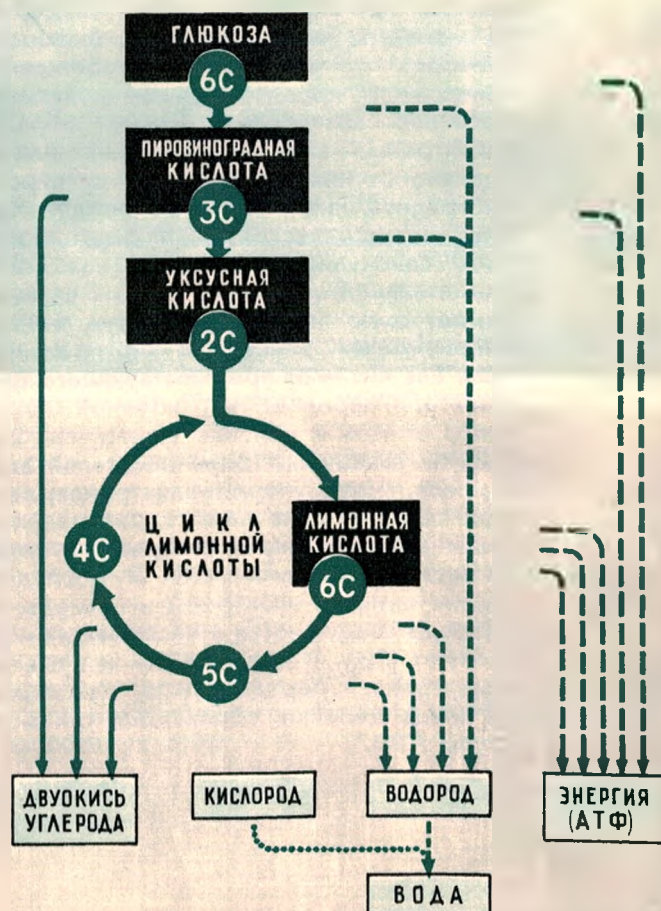
Рассмотрим сначала взрывную реакцию водорода с газообразным кислородом. Вполне очевидно, что взрыв не является удобной формой высвобождения энергии для обеспечения ею живых организмов. При взрыве, как бы слаб он ни был, энергия высвобождается мгновенно. Этот процесс неуправляем. Вы-



9—18. Митохондрии и фагосомы (заполненные мелкими пузырьками тельца) из лимфатической клетки мышцы ($\times 40\,000$).

9—19. Роль цикла лимонной кислоты в процессе дыхания.

141



высвобождение энергии при дыхании представляет собой управляемый процесс. Водород взаимодействует с кислородом не сразу, а в несколько стадий. На каждой стадии атомы водорода соединяются с различными веществами; каждое из них является носителем водорода. При каждом взаимодействии часть всей энергии высвобождается и запасается молекулами АТФ. Наконец, через несколько последовательных стадий, атомы водорода соединяются с кислородом и процесс высвобождения энергии заканчивается.

До сих пор мы говорили только о взаимодействиях атомов водорода. В разделе 5—5 было сказано, что атом водорода состоит из протона (H^+) и электрона (e^-). В некоторых реакциях водорода электрон и протон участвуют совместно, образуя целый атом водорода. В других реакциях электроны и протоны участвуют раздельно. Протоны остаются в растворе, и только электроны передаются от одного носителя к другому, и при этом оказывается несущественным, сопровождают ли протоны «свои» электроны. На последней стадии, когда электроны переходят к кислороду, они рекомбинируют с протонами и образуют атомы водорода в молекуле воды. Поэтому биохимики говорят, что ключом к высвобождению энергии в процессе дыхания является **перенос электронов**. Каким образом электроны — вместе с протонами или отдельно от них — передаются от пировиноградной кислоты к кислороду? Они переносятся несколькими ферментами, вся совокупность которых называется **дыхательной цепочкой**. Каждый фермент имеет свою «активную группу», которая «принимает» электроны — с протонами или без них — от предшествующего фермента и передает их активной группе следующего в цепочке фермента. Ферменты выполняют роль носителей электронов. Часть энергии электронов, передаваемых по цепочке от одного фермента к другому, перехватывается и сохраняется молекулами АТФ. В последнем звене цепочки электроны и протоны водорода соединяются с кислородом и образуют воду. В среднем, на каждые два электрона, передаваемые кислороду в конце цепочки, образуются три молекулы АТФ.

Какова химическая природа «активных групп» ферментов, которые передают электроны друг другу?

Как ни странно, но они в значительной степени состоят из уже знакомых нам веществ — витаминов и солей, содержащихся в пище. Носителями электронов, которые обеспечивают их переход от органических соединений к дыхательной цепочке, являются, как правило, ТПН и ДПН. Мы уже знаем, что ТПН играет роль носителя водорода при фотосинтезе (раздел 7—11). ДПН (дифосфопиридин-нуклеотид) — соединение, родственное ТПН по составу и структуре.

Составной частью ТПН и ДПН является витамин группы В, называемый ниацином. Носители электронов в самой дыхательной цепочке содержат рибофлавин (витамин B_2), железо и медь.

Теперь нам известна одна из причин, по которой эти витамины должны содержаться в продуктах питания человека.

9—23. Дыхание высвобождает энергию и снабжает клетки «строительными материалами». Почти 200 лет назад ученые поняли, что при дыхании, как и при горении, энергия получается за счет сгорания топлива. Горение преобразует химическую энергию топлива в тепло в один этап. При дыхании многоэтапные управляемые реакции преобразуют химическую энергию продуктов питания в химическую энергию АТФ, которая затем расходуется клетками. Дыхание «сжигает» продукты питания на «холодном огне», который не вызывает заметного повышения температуры. (Разложение АТФ приводит к выделению тепла, которое может оказаться необходимым высшим организмам, для поддержания нормальной температуры при холодной погоде.) Для высших организмов это обстоятельство весьма существенно, так как слишком значительное изменение их внутренней температуры могло бы причинить им «повреждения». Внутренняя температура живых организмов может изменяться только в сравнительно нешироких пределах. Температура вашего тела поддерживается на одном уровне с точностью в 1—2 градуса. Когда человек болен, она может подниматься на несколько градусов, но обязательно возвращается к нормальному уровню.

На рисунке 9—19 изображены характерные признаки процесса дыхания для

случая, когда исходным продуктом питания является глюкоза. Первый этап дыхания идет независимо от наличия кислорода. Здесь глюкоза расщепляется на две молекулы пировиноградной кислоты, высвобождаются два атома водорода и образуются две молекулы АТФ. На втором этапе из пировиноградной кислоты выделяется двуокись углерода и оставшееся двууглеродное соединение вступает в цикл Кребса, в котором из него образуется двуокись углерода и водород. Вы знаете, что цикл Кребса — это «мельница», которая «перемалывает» жиры и протеины, участвующие в процессе дыхания. В ходе цикла Кребса энергия не высвобождается. Это происходит на последних этапах процесса дыхания. Электроны, освободившиеся в ходе двух ранних фаз — при дыхании без кислорода и в цикле Кребса — являются топливом этой «кислородной печи». Энергия, высвобождаемая дыхательной цепочкой, связывается молекулами АТФ.

В среднем, на каждый атом кислорода, участвующий в дыхании, образуются три молекулы АТФ. Полное уравнение дыхания, приведенное на стр. 139, показывает, что на каждую молекулу глюкозы приходится 6 молекул (12 атомов) кислорода. Таким образом, дыхательная цепочка приводит к образованию 36 молекул АТФ на каждую молекулу глюкозы. А так как на этапе дыхания без кислорода образуется еще две молекулы АТФ, их полное число на каждую молекулу глюкозы оказывается равным 38.

Интересно отметить, что процесс дыхания современных живых организмов все еще включает реакции высвобождения энергии, для течения которых не нужен кислород. Такие же реакции являются частью процесса брожения. К реакциям высвобождения энергии, которые были выработаны примитивными организмами, жившими без кислорода, добавились новые аэробные реакции, в которых кислород является последним акцептором электронов.

Часть энергии, переданная АТФ, используется митохондриями, но большая часть АТФ переходит из митохондрий в цитоплазму, где и используется клеткой для других форм жизнедеятельности. Митохондрии обеспечивают остальную часть клетки полезной энергией в форме молекул АТФ.

Высвобождение электронов — не единственная цель дыхания. Идущие при дыхании промежуточные реакции, в частности реакции цикла Кребса, также разлагают большие молекулы на малые. Малые молекулы используются как «кирпичи» для образования других молекул, которые необходимы для жизни. Таким образом, назначение дыхания двойко: оно высвобождает энергию и предоставляет материалы для синтеза новых соединений.

Теперь мы можем сделать еще одно допущение относительно того, как примитивным организмам удалось «разработать» процесс высвобождения энергии.

Предположение 10. Дыхание — процесс, при котором кислород используется для высвобождения энергии из органических соединений, — выработалось у живых клеток после появления кислорода в атмосфере Земли.

● Способность некоторых аутотрофов использовать воду в качестве донора электрона при фотосинтезе привела к выделению свободного кислорода в атмосферу. Это, по нашему мнению, было очень важным обстоятельством для эволюции жизни на Земле. В течение долгого времени кислород накапливался в ее атмосфере. В этот период времени развились организмы, способные высвобождать энергию за счет использования кислорода при химическом превращении глюкозы. Специфическая роль кислорода в процессе дыхания в том, что он является акцептором электронов и водорода.

В основном дыхание происходит внутри митохондрий клеток. Эти микроскопические структуры, обнаруженные в цитоплазме клетки, ускоряют химическое превращение пировиноградной кислоты в углекислый газ и воду. На различных этапах этого превращения происходит высвобождение электронов с большой энергией и перенос ионов водорода к ферментам с образованием углекислого газа. При переносе к кислороду электроны всю свою энергию передают молекулам АТФ. Затем кислород присоединяется к ионам водорода, образуя воду.

В процессе аэробного дыхания одна молекула глюкозы поставляет энергию для образования 38 молекул АТФ из АДФ и фосфата. Это составляет около 55% потенциальной энергии, которой обладает одна молекула глюкозы.

◆ Проверьте себя

1. Эволюция ауотрофов началась с изменения окружающей среды. В свою очередь ауотрофы привели к изменению окружающей среды. Что это за два типа изменений? 2. Какое свойство кислорода является важным для энергетических реакций? 3. Чем отличается брожение от дыхания? 4. Какую роль митохондрии играют в процессе дыхания? 5. В чем преимущество процесса дыхания?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

144

В этой главе приводятся основные положения гетеротрофной гипотезы. Предполагают, что фотосинтезирующая система развивалась в течение долгого периода времени и что она была совокупностью нескольких отличных друг от друга систем. По мере того как первоначально используемых органических веществ стало не хватать, организмы, которые могли использовать какой-либо другой источник энергии, должны были получить большие преимущества. В таком положении оказались фотосинтезирующие организмы, использующие энергию солнечного света. Сырьем для фотосинтеза служат углекислый газ и вода. В присутствии солнечного света клетка зеленого растения способна соединять эти вещества, синтезируя углеводы. Побочным продуктом в этой реакции является кислород. Основные идеи гете-

ротрофной гипотезы изображены на рисунке 9—20.

Характерной особенностью фотосинтеза является способность хлорофилла поглощать световую энергию и превращать ее в химическую энергию. При этом в процессе расщепления воды происходит выделение кислорода. Вероятно, функция пиридиннуклеотида и АТФ заключается в сохранении химической энергии, запасенной благодаря хлорофиллу для синтеза углевода. Фосфоглицириновая кислота (ФГК) считается первым стабильным соединением, образуемым при фотосинтезе после поглощения углекислого газа.

Эволюция фотосинтеза привела к двум очень важным результатам: 1) организмы больше уже не зависели от ограниченного снабжения первичной органической пищей; 2) кислород, выделяющийся при фотосинтезе, мог использоваться всеми организмами для получения большей энергии из подходящего источника пищи.

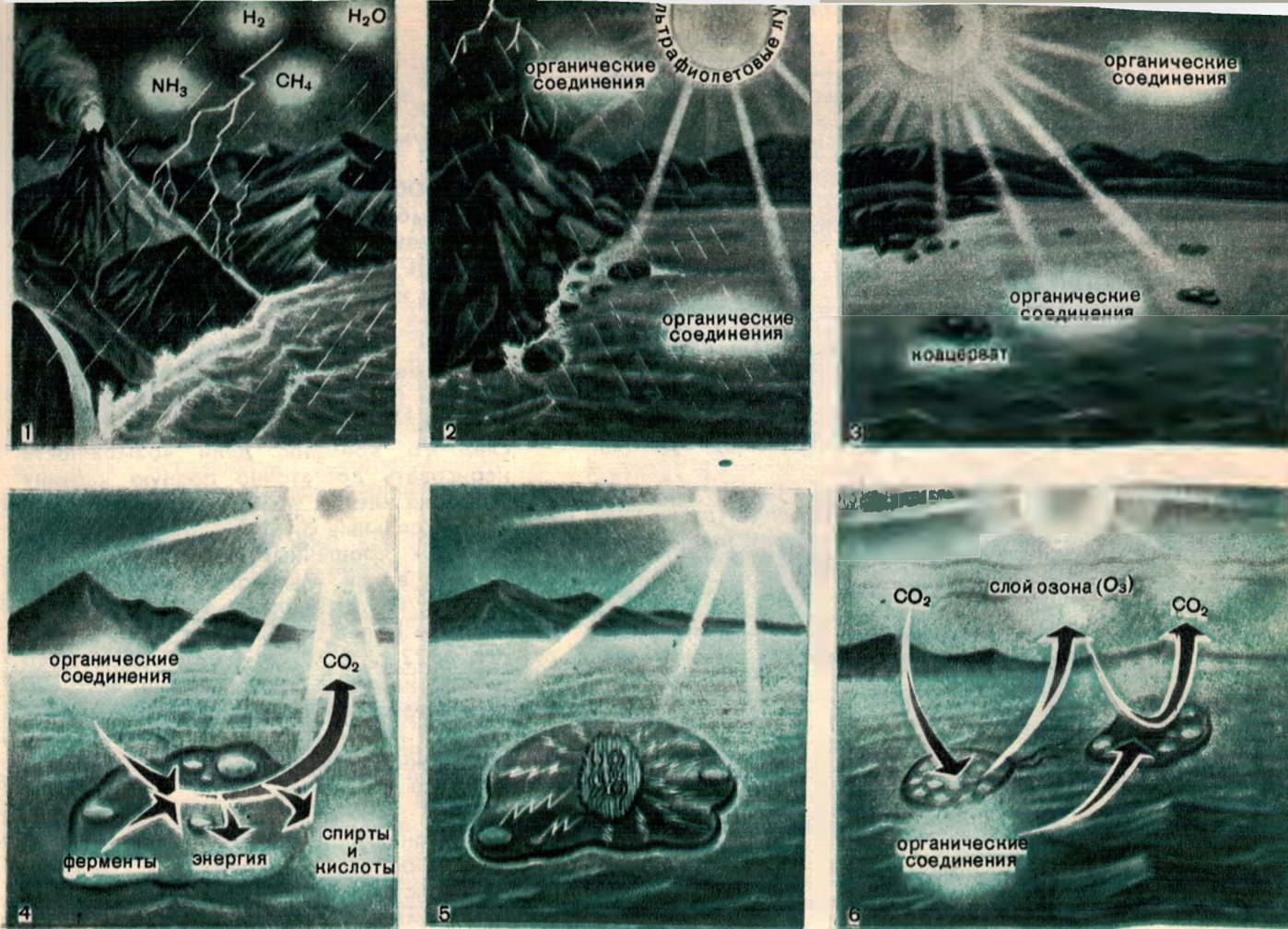
В процессе дыхания кислород необходим для получения энергии из питательных веществ. В процессе дыхания получается энергии в 18 раз больше, чем в процессе брожения. Это связано с тем, что конечные продукты брожения еще содержат много неизрасходованной энергии, которая может высвободиться в процессе дыхания. При расщеплении глюкозы в процессе дыхания вне митохондрий первоначально образуется 8 молекул АТФ. Конечным продуктом этих реакций является пировиноградная кислота. Затем пировиноградная кислота расщепляется в цикле Кребса в митохондриях до углекислого газа и воды, образуя 30 молекул АТФ.

Биологическая тема

Изменение живых существ во времени

Современная биология отличается тем, что она начинается с эволюционной теории — одной из глубочайших попыток человека понять мир, в котором он живет. Многие биологи считают, что невозможно дать полное или даже частичное объяснение биологии живых существ без понимания их эволюции.

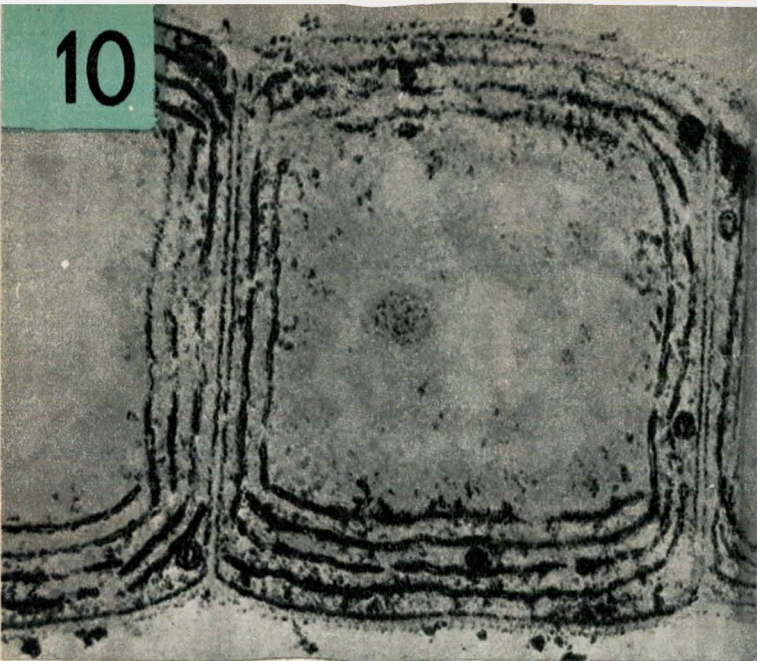
Первые сведения об эволюции появились, когда биологи начали понимать, что каждый организм можно изучить в свете его истории. Трудности в понимании функции структур и сходства структур были нежиз-



9—20. Важнейшие предположения гетеротрофной гипотезы: 1 — первичная атмосфера; 2 — органические соединения; 3 — коацерваты; 4 — простое брожение; 5 — контроль нуклеиновых кислот; 6 — фотосинтез и дыхание.

данно разрешены, когда стало ясно, что живые существа развивались из одних и тех же форм. Их сходство было результатом происхождения от общих предков.

На другой планете, похожей на нашу, можно ожидать осуществления таких эволюционных процессов, при которых происходит формирование сходных, хотя и в достаточной степени различающихся растительных и животных видов. Эволюция — не только продукт времени, демонстрирующий события прошлого, но и процесс, который продолжается сегодня.



Сине-зеленая водоросль *Oscillatoria*. Эта эволюционировавшая клетка сохранила несколько примитивных черт.

148

*

Развитие клетки

В предыдущих главах мы рассказали о том, каким образом мог развиваться примитивный одноклеточный организм. Если вы посмотрите на огромное количество одноклеточных организмов, существующих в настоящее время, то трудно сказать, какой из них более примитивен. Мы предполагаем, что все они являются продуктом естественного отбора. Мы пытались расположить физиологические характеристики огромного множества бактерий, простейших и водорослей в логическую схему — гетеротрофную гипотезу. В главе 9 мы обсуждали разнообразные структуры гипотетических одноклеточных организмов, возможные пути использования энергии; выясняли, как эти организмы могли бы размножаться и как они приспосабливались к изменениям среды. В 10-й главе мы используем эти данные для клеток и разнообразия развивающихся организмов. Важно помнить, что сходство и разнообразие являются продуктом эволюционных изменений.

Клетки как функциональные единицы

10—1. Общие сведения о клетках. Клетки, несмотря на очень маленькие размеры, чрезвычайно сложны. Они должны включать механизмы для получения энергии и ее использования для размножения, а также для потребления питательных веществ и выделения отработанных веществ. Все эти функции клетки должны быть как-то координированы.

Исследования, проводившиеся до последнего времени, дали возможность нарисовать достаточно полную картину строения клетки. Мы можем теперь связать отдельные функции клетки со множеством крошечных структур, обнаруженных в ней. Мы можем определенно сказать, что в будущем эта картина станет еще более полной.

В 1922 г. Е. В. Уилсон схематически изобразил обобщенную клетку, частично основываясь на ранних схемах, относившихся к 1896 г. (рис. 10—1). Ему удалось обнаружить шесть наиболее заметных структур в клетке. После 1922 г. была изучена большая часть этих структур. Электронный микроскоп позволил изучать строение этих структур.

На рисунке 10—2 показаны современная схема строения и «модели 1963 г.». В этой модели приводится гораздо больше структур, с некоторыми из них связывают специфические клеточные функции.

Современная модель клетки отражает текущее состояние развития наших знаний о клетке. Будет ли она через 40 лет выглядеть такой же простой, какой нам кажется сейчас модель клетки 1922 г.?

10—2. Клетки поддерживают свою организацию. Чтобы функционировать как самостоятельные единицы и поддерживать свое существование, клетки должны как-то удерживать вместе различные части. Если отдельные части постоянно стремятся обособиться, то клетка должна была бы тратить энергию для удержания их вместе. Как мы уже знаем из главы 6, в клетках в результате эволюции могли развиваться мембраны, которые способствовали сохранению клетки в виде самостоятельной единицы. Клеточная мембрана должна была отделять клетку от окружающей среды, и, кроме того, благодаря ей должен был существовать обмен веществ между клеткой и

окружающей средой. Некоторые молекулы сами легко проходят через мембрану, в то время как другие переносятся активно. В главе 6 описывались некоторые современные представления и теории о клеточных мембранах. Модель 40-х годов отличается от сегодняшней тем, что сейчас имеются более точные сведения и более ясное понимание структуры мембраны и ее функций.

Внутри большинства клеток имеется **ядро**, которое координирует жизнедеятельность клетки. Из главы 7 мы знаем, что молекулы ДНК, находящиеся в ядре, являются источником закодированной в них информации, которая может передаваться молекулам РНК.

Молекулы РНК работают как посредники, двигаясь из ядра к одной из многих структур клетки.

Кроме того, ядра контролируют процесс клеточного размножения. И в этом случае ДНК выступает как источник кодовой информации. В результате самоудвоения ДНК могут образоваться две новые клетки, содержащие одинаковое количество хромосом. В главе 8 подробно обсуждались функции ДНК. Единственное, что там не обсуждалось, это экспериментальное наблюдение за делением клетки. Этот процесс клеточного деления описывается в следующем, основном разделе этой главы.

Ядро — одно из наиболее отчетливо видимых структур клеток. Оно содержит

хромосомы и маленькие тела, называемые **ядрышками**. Основным материалом ядрышка является РНК. Предполагают, что ядрышки участвуют в переносе посредника РНК к структурам, находящимся вне ядра. К тому же они могут синтезировать некоторые молекулы для клетки.

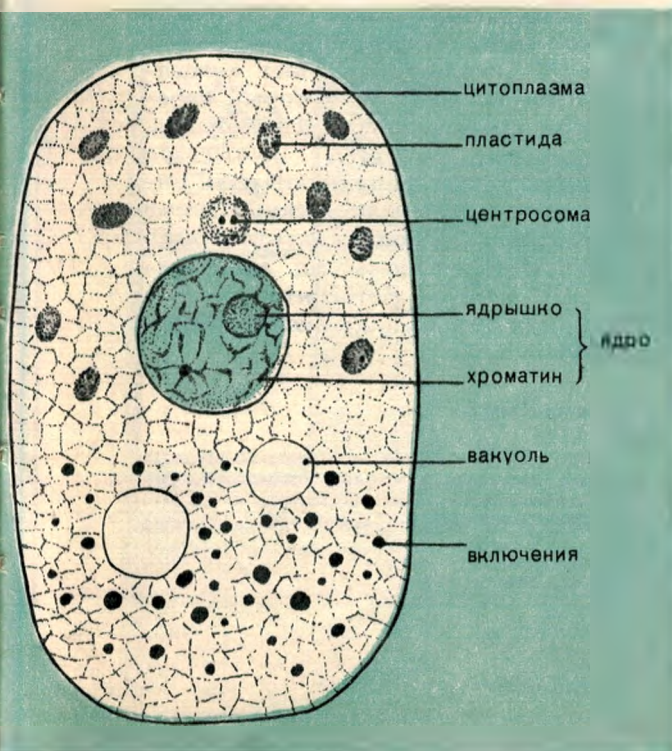
10—3. В цитоплазме содержится множество структур. Вся остальная часть, находящаяся между ядром и клеточной мембраной, называется **цитоплазмой**. В ней находится множество структур, которые перемешаны с водой, белками, углеводами, липидами и пигментами. Некоторые соединения, скапливаясь, образуют относительно большие частицы.

Некоторые структуры в цитоплазме, называемые **вакуолями**, выполняют роль резервуаров пищи. Эти структуры по своим функциям близко связаны с клеточной мембраной. По-видимому, они собирают питательные вещества у мембраны клетки с последующим переносом внутрь клетки. Кроме того, они, видимо, выводят из клетки избыток воды и отработанные материалы.

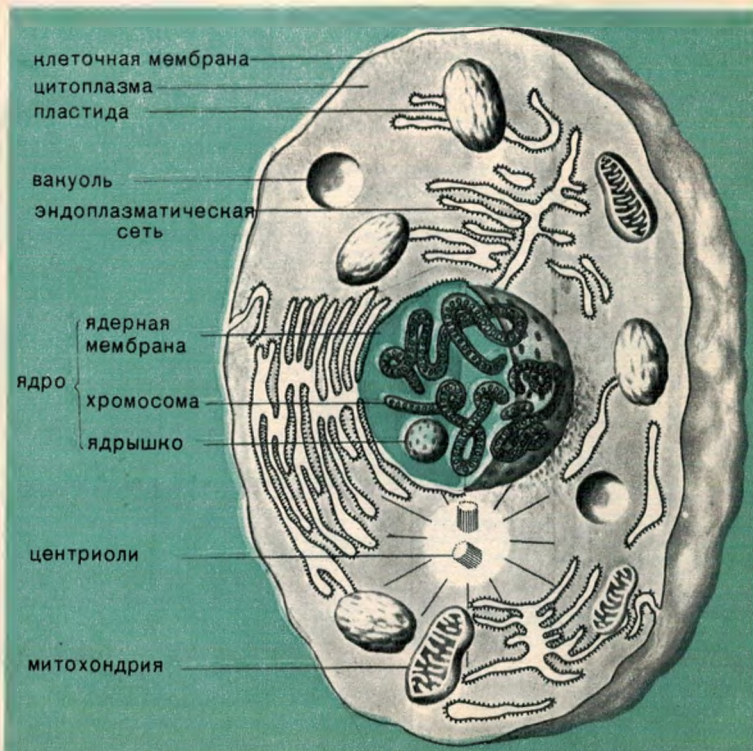
Другая группа структур в цитоплазме — это **митохондрии**. Они кратко были описаны в главе 9. Участвуя в координированной деятельности клетки, митохондрии превращают химическую энергию молекул пищи в более удобные для использования макроэргические фосфатные связи АТФ.

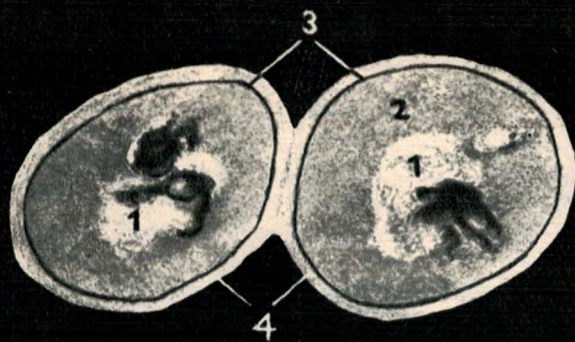
147

10—1. Схема клетки, предложенная Уилсоном в 1896 г.



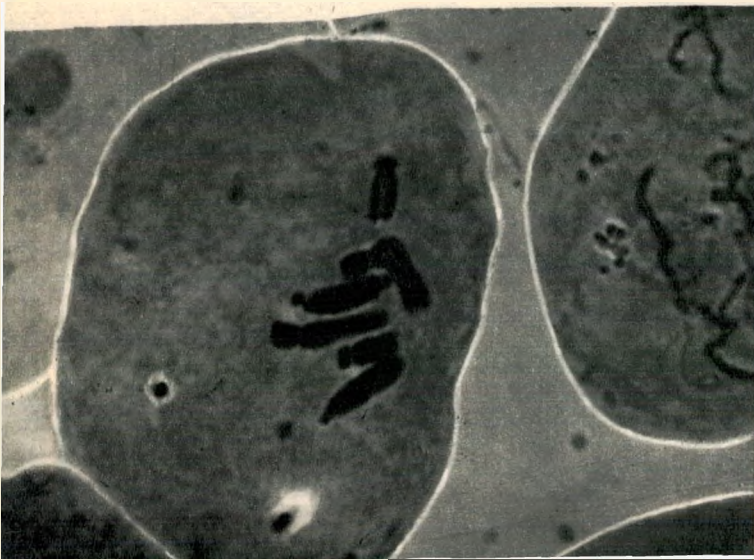
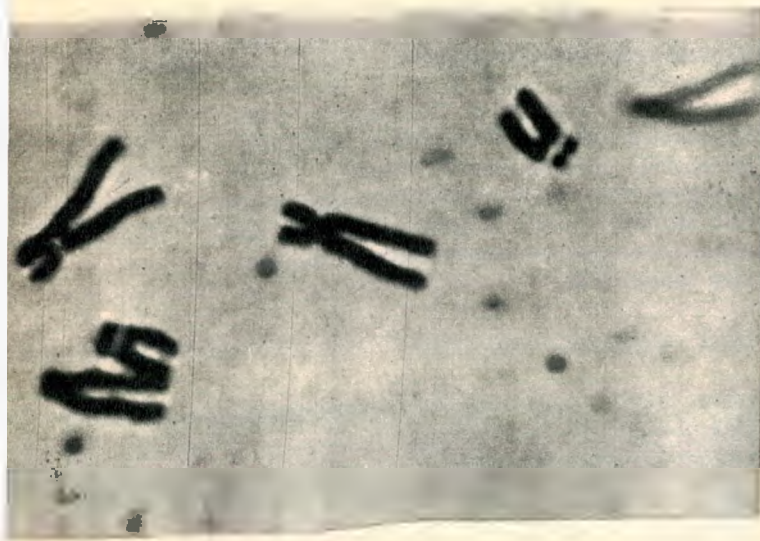
10—2. Современная схема клетки.





10—3. Микрофотография делящейся бактерии при увеличении в 120 000 раз (снято при помощи электронного микроскопа): 1 — ядро; 2 — цитоплазма; 3 — клеточная мембрана; 4 — клеточная стенка.

10—4. На этих электронных микрофотографиях клеток видна двойная структура хромосом.



У аутотрофных клеток в цитоплазме содержится хлорофилл, входящий в состав хлоропластов, как уже говорилось в главе 9. Напомним, что хлорофилл поглощает лучистую энергию и использует ее для синтеза глюкозы. Глюкоза является первичным веществом, которое митохондрии затем используют в качестве источника энергии для создания АТФ из АДФ и фосфатных групп.

Другая структура цитоплазмы — **эндоплазматическая сеть**. О ней уже шла речь в главе 8. Каналы эндоплазматической сети пронизывают всю цитоплазму и, по-видимому, связывают клеточную мембрану с ядерной мембраной. Эти каналы покрыты тончайшими сферическими частицами — **рибосомами**, которые содержат большое количество РНК. Клетки, которые синтезируют большое количество белка, всегда содержат большое количество РНК. Около 90% клеточной РНК обнаружено в рибосомах, поэтому считают, что в рибосомах образуются белки.

РНК передает не только информацию. По-видимому, она переносит также необходимые аминокислоты. Специфичная молекула РНК находит специфичную аминокислоту в цитоплазме, возможно, в вакуоли, и переносит ее к рибосоме, где она может включиться в состав белка, который строится согласно тому коду, который сообщен рибосоме.

● Клетка состоит из трех основных частей. Клеточная мембрана окружает всю клетку и находится в соприкосновении с внешней средой. Ядро выполняет роль контролирующего центра клетки. Молекулы ДНК дают «указания» РНК — посреднику, который передает их за пределы ядерной мембраны. В цитоплазме имеется множество структур, которые выполняют роль инструментов в осуществлении таких процессов, как дыхание (митохондрии), синтез белка (рибосомы на эндоплазматической сети) и фотосинтез (хлоропласты), как это мы уже знаем из главы 9.

◆ Проверьте себя

1. Какие функции выполняют следующие структуры клетки: клеточная мембрана; хромосомы; рибосомы; хлоропласты; ядро; митохондрии? 2. Какие молекулы связаны с перечисленными выше

компонентами клетки? 3. Почему клетку сравнивают с фабрикой? 4. Почему клеточная мембрана важна для клетки? 5. Какое значение имеет тот факт, что всем клеткам свойственна общая структура?

Деление клетки

10—4. Процесс клеточного деления. Много лет прошло с тех пор, когда общие идеи о строении клетки впервые стали твердо установленными. До тех пор люди не могли представить себе, каким образом одна клетка производит другую. Трудность понимания этого вопроса заключалась в том, что живая клетка под микроскопом выглядит совершенно однородной. Несмотря на это представление о клеточном делении было выработано еще в 1880 г., и оно с тех пор не изменилось. Со временем оно пополнялось определенными подробностями и уточнениями, но основная концепция не изменилась.

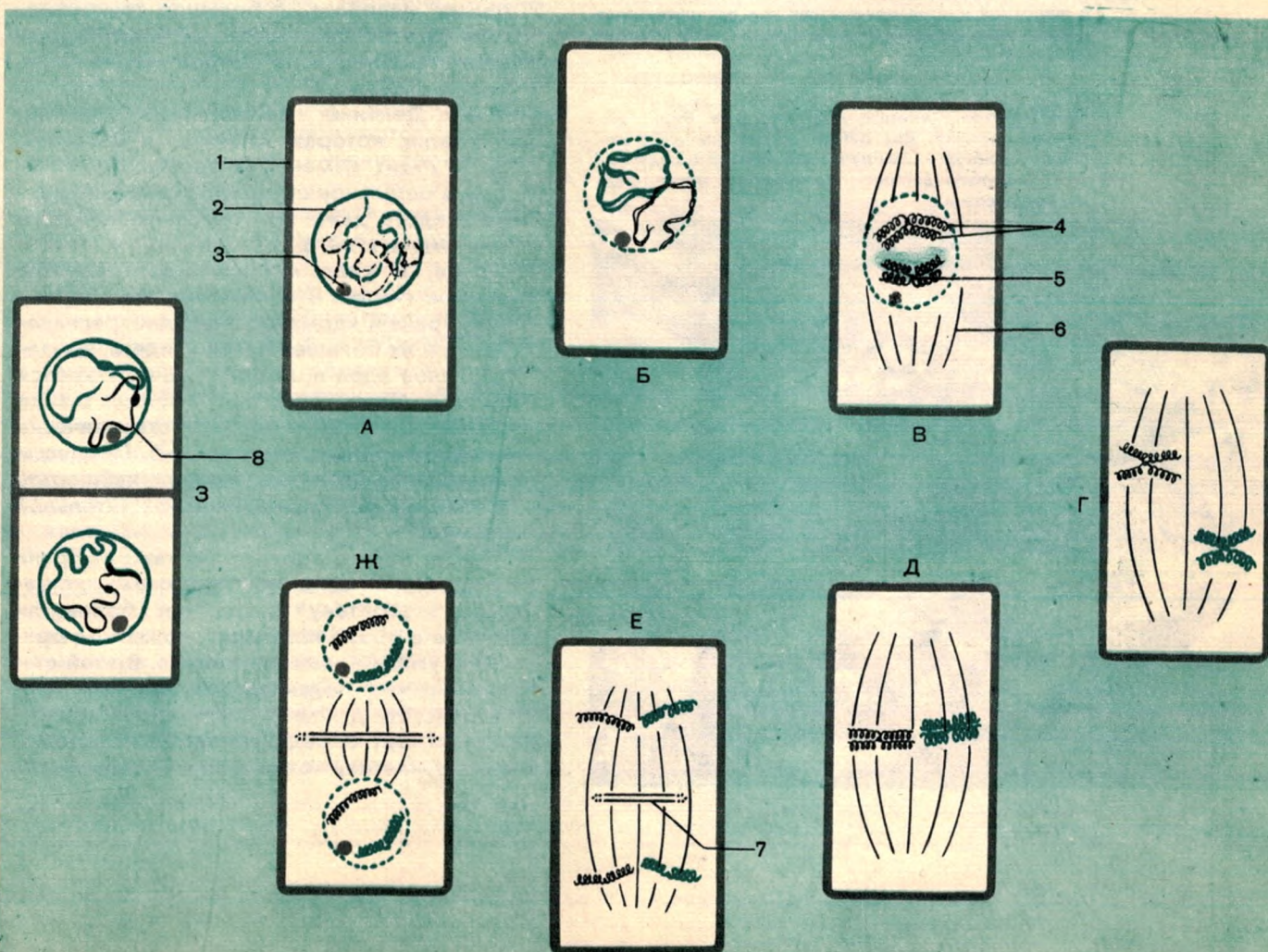
Новые клетки возникают из старых в результате **клеточного деления**. Действительно, при делении происходят два последовательных процесса: один приводит к **удвоению ядра**, другой — к **делению цитоплазмы**. Далее вы увидите, что различие между этими терминами существенно.

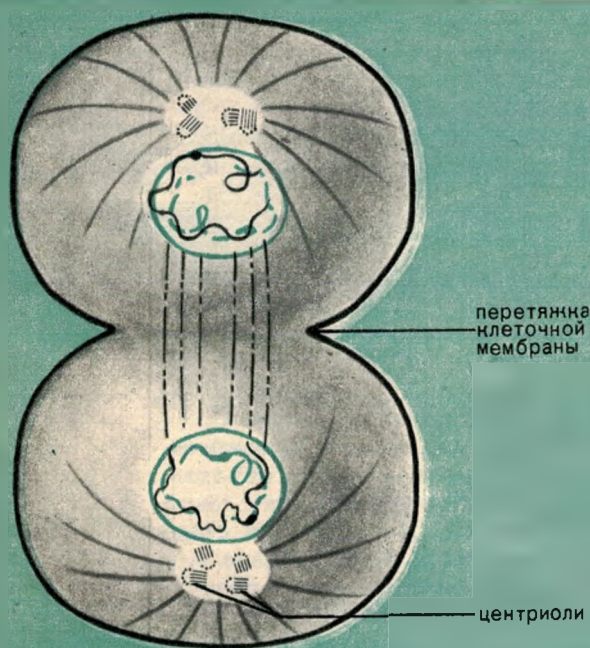
Независимо от того, какого происхождения клетка (растительного или животного), является ли она частью многоклеточного организма или представляет собой организм простейшего, процесс клеточного деления по существу тот же. У растений и животных различия в процессах клеточного деления невелики.

В главе 8 рассматривается теоретическая сторона вопроса — каким образом гетеротроф способен удваиваться с такой большой точностью. До того как стала известна роль ДНК и была создана модель Уотсона — Крика, биологи в результате экспериментов накопили много дан-

10—5. Деление клетки и митоз в схематизированной растительной клетке (последовательные стадии: А, Б, В, Г, Д, Е, Ж, З). 1 — клеточная оболочка; 2 — ядерная мембрана; 3 — ядрышко; 4 — хроматиды; 5 — центромер; 6 — веретено; 7 — клеточная пластинка; 8 — хромосома.

149





150 10—6. Эта диаграмма деления клетки и митоза в животной клетке показывает две отличительные черты: наличие центриолей и отсутствие клеточной пластинки.

10—7. Митоз в клетках морского ежа. Видно веретено деления. Две центриоли разошлись к полюсам. Вокруг них — лучистый венец; между ними — веретено деления. По экватору расположены хромосомы.



ных о клеточном делении. В этом разделе главы обсуждаются их наблюдения. Знакомясь с детальным описанием этих наблюдений, помните, что модель Уотсона — Крика является попыткой связать и объяснить наблюдения.

Клеточное деление, которое мы здесь рассматриваем, относится к такому процессу, в результате которого из одной клетки образуются две. Каждая из этих двух клеток может расти до определенного размера и затем делиться. Именно благодаря этому типу клеточного деления происходит рост организма. Важно, что клетки удваиваются.

При эволюции современной клетки совокупность благоприятных признаков родительской клетки, приобретенная в ходе естественного отбора, может быть потеряна, и тогда вновь образующиеся клетки окажутся нежизнеспособными. На рисунке 10—3 приводится снимок деления бактериальной клетки, сделанный с помощью электронного микроскопа.

Две клетки, образовавшиеся в результате деления, не должны отличаться от материнской, если контролирующий центр удвоился с большой точностью. Приняв это объяснение за гипотезу, давайте проследим за каждой стадией клеточного деления.

10—5. Деление растительных клеток. В клетке, которая готовится к делению, происходит изменение хромосом, которые в остальное время практически нельзя увидеть даже при окрашивании. Хромосомы в этой фазе деления становятся толще, в ядре можно видеть как бы клубок нитей. В то же время ядерная мембрана и ядрышки, очевидно, распадаются, и их больше нельзя увидеть. Из материалов ядра и цитоплазмы образуются нити, которые затем скручиваются в виде веретена. Этот процесс схематически представлен на рисунке 10—5. Процессы клеточного деления можно наблюдать в опытах на окрашенной растительной клетке.

В тот момент, когда ядерная мембрана и ядрышки невидимы, хромосомы двигаются к веретену и строятся более или менее в одной плоскости, почти под прямым углом к нитям веретена. В этой стадии можно подсчитать количество хромосом. Каждый вид растения или животного имеет определенное число хромосом в клетке, хотя иногда встречаются

отклонения. Но не следует думать, что число хромосом определяет вид растения или животного. Например, человек, растение бирючина и один из видов тропических рыб имеют одинаковое число хромосом, равное 46. Однако, несмотря на одинаковое число хромосом, имеются существенные различия между этими тремя организмами. Различие организмов зависит, следовательно, от состава генов, а не просто от числа хромосом.

Хромосомы на рисунке 10—4 имеют двойную структуру. Это объясняется удвоением числа молекул ДНК перед окончательным делением клетки. Две половинки удвоенных хромосом называются **хроматидами**. Хроматиды выстраиваются на короткое время в центре клетки. При расщеплении хроматид каждая из вновь образовавшихся пар хроматид начинает двигаться к противоположным полюсам клетки. По-видимому, нити веретена прикрепляются к определенной точке на каждой хроматиде. Сокращаясь, они отводят хроматиды от центра.

В конечном итоге хроматиды достигают противоположных полюсов клетки и отделяются от нитей веретена. Важно помнить, что расщепленные половинки (хроматиды) первоначальной хромосомы совершенно одинаковы. Теперь они уже считаются хромосомами. Причем на обоих полюсах клетки образуются одинаковые по виду и по числу хромосомы, которыми обладала родительская клетка в начале этого процесса. Таким образом, происходит удвоение ядерного материала.

Продолжая процесс клеточного деления, новые хромосомы на противоположных полюсах клетки претерпевают изменения, приводящие к образованию ядерной мембраны и ядрышек. В конце концов хромосомы становятся менее видимыми. По крайней мере с помощью современных методов невозможно подсчитать число хромосом в неделящихся клетках.

Одновременно с окончанием удвоения ядра в цитоплазме происходит другой процесс. В делящейся растительной клетке митохондрии скапливаются вокруг экватора веретена, не прикрепляясь к нему. В экваториальной плоскости веретена образуется новая структура — **клеточная пластинка**, которая расширяется до краев делящейся клетки. Эта клеточ-



10—8. Микрофотография пары центриолей в живой клетке, сделанная с помощью электронного микроскопа.

ная пластинка постепенно делит цитоплазму на две части, в каждой из которых содержатся скопления митохондрий. Другие структуры цитоплазмы также делятся более или менее поровну. Часть клеточной стенки двух вновь образованных клеток остается вместе с клеточной пластинкой между ними. Затем две клетки отделяются, и, достигнув определенных размеров, через некоторое время повторяются те же самые процессы.

Теперь, наверное, различие между двумя последовательными процессами (удвоением и делением) должно иметь для вас более глубокий смысл. Первый процесс — это удвоение наследственного материала клетки (молекул ДНК) и равномерное распределение его между дочерними клетками. Благодаря этому дочерние клетки получают реплику (тождественный набор) хромосом родительской клетки, а значит, и реплику молекул ДНК, контролирующего центра клетки.

Другая последовательность процессов включает деление цитоплазмы на две не обязательно равные части. Процесс удвоения ядра называют митозом. Митоз не всегда сопровождается выделением цитоплазмы. Иногда можно встретить одноклеточные организмы с несколькими ядрами. Некоторые ткани (например, сердечная мышца имеют огромное количество ядер с одной общей массой цитоплазмы.

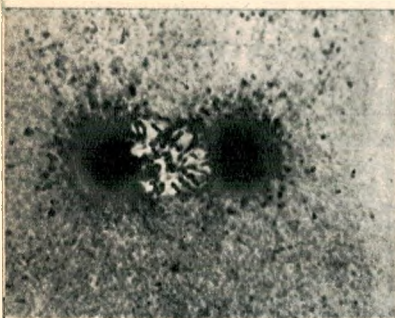
10—6. Деление животных клеток. У большей части животных клеток и у некоторых растительных клеток процессы

деления несколько отличаются от выше-описанного. На рисунке 10—6 показаны особенности деления животной клетки по сравнению с делением растительной клетки: присутствие центриолей и отсутствие клеточной пластинки. К началу деления (рис. 10—7) появляется так называемая **центросома**, что означает «центрального тело». Ее функция неизвестна. С помощью электронной микроскопии внутри центросомы были обнаружены два цилиндра. Цилиндры, именуемые **центриолями**, располагаются под прямым углом друг к другу, как показано на рисунке 10—8. Одним из самых ранних этапов деления животной клетки является удвоение центриолей с последующим расхождением пар в стороны от ядра. В момент расхождения вокруг каждой центриоли начинают образовываться нитеподобные лучи. Затем между полюсами начинает развиваться система нитей, которая в конечном итоге становится веретеном. У растительных клеток центриоли ясно не видны.

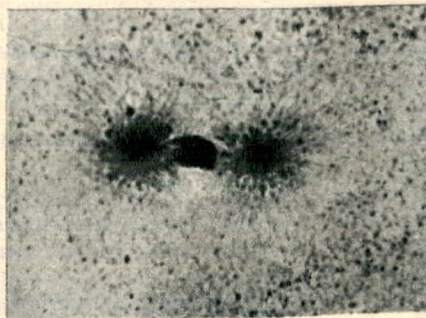
Процессы, происходящие внутри ядра животных клеток при делении, в основном похожи на процессы деления, описанные для растительных клеток. Во всяком случае, для тех и других характерны два последовательных этапа: удвоение ядра и деление цитоплазмы.

Однако в последней стадии деления в отличие от деления растительной клетки у животной клетки клеточная пластинка не образуется. Вместо нее перпендикулярно оси веретена по экватору образуется кольцевое вдавливание поверхности клетки в виде желобка, которое постепенно углубляется и как бы прошнуровывает клетку на две части. На рисунке 10—9 показано деление клетки эмбриона сига.

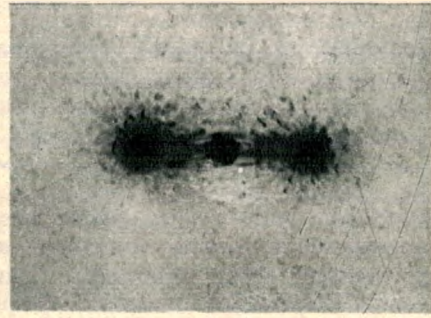
Из всего сказанного можно сделать вывод, что деление животных и растительных клеток в основном сходно. Если растительные и животные клетки в процессе образования двух клеток из одной последовательно проходят через сходные этапы, то это, по-видимому, может



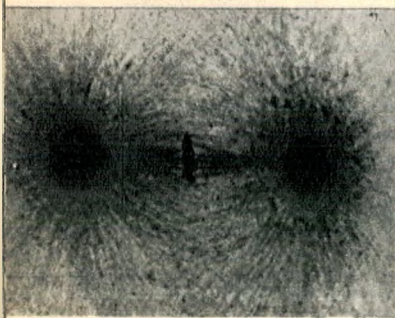
1



2



3



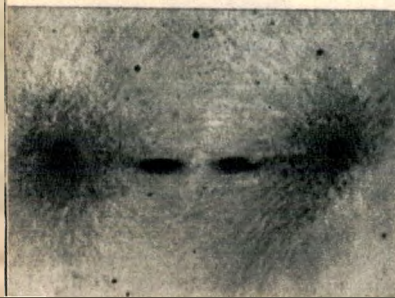
4



5



6



7



8

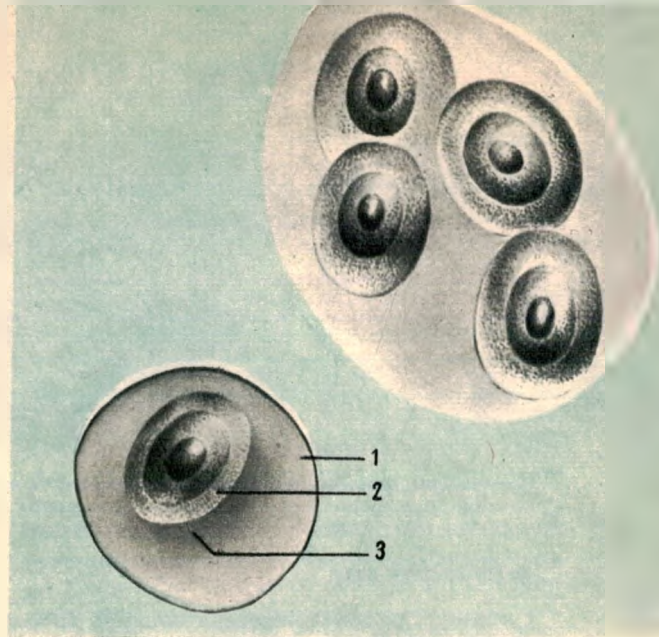
10—9. Серия фотографий показывает последовательность стадий митоза у эмбриона сига.

послужить ключом к выяснению эволюционной связи между растениями и животными. Кроме того, видимо, в процессе эволюции не развилось более совершенного способа точного деления существенных компонентов ядра. Вероятно, этот способ, возникший миллионы лет назад, оказался наиболее надежным, и современные животные и растительные клетки продолжают делиться этим способом. Однако следует отметить, что имеются отклонения от обычного способа деления. Вы познакомитесь с этим позднее, в главе 13. В природе, однако, пока неизвестны более совершенные способы точного деления важных клеточных компонентов — хромосом.

Давайте вернемся к гипотезе, которая обсуждалась на странице 150. Исследование процесса митоза показывает, что удвоение контролирующего центра происходит с большой степенью точности, и это должно приводить к образованию дочерних клеток, почти не отличающихся друг от друга.

10—7. Контроль за клеточным делением. Несмотря на то что мы довольно хорошо знаем, как происходит клеточное деление, в науке еще не существует общепринятых объяснений процесса митоза. Еще очень мало известно о тех силах, которые регулируют наблюдаемую последовательность процессов. В главе 7 мы узнали, что на клеточное деление влияет как критический размер клетки, так и специальный сигнал. Однако эти факторы еще не полностью определяют причины клеточного деления. По-видимому, недостаток знаний является причиной того, что мы еще очень далеки от понимания и определения разнообразных форм раковых заболеваний. Как вы, вероятно, знаете, рак появляется в результате быстрого и неконтролируемого деления клеток. Если бы мы полностью объяснили механизм процесса митоза, то, возможно, смогли бы контролировать злокачественный рост клеток.

Хотя у нас нет точной теории митоза, мы все-таки кое-что знаем о связи между клеточным делением и определенными физическими факторами. Например, рассмотрим такой фактор, как температура. Обнаружено, что у определенных растительных клеток митоз происходит за 30 минут при 45°C, за 75 минут при 25°C и за 135 минут при 10°C. Вспомним из главы 6



10—10. Сине-зеленая водоросль *Gloeocapsa*. Центральное тело имеет, возможно, те же самые функции, что и ядро, хотя и не является им. 1 — желеобразный слой; 2 — хлорофилл или другие пигменты; 3 — центральное тело.

о влиянии температуры на скорость химических реакций. Повышение температуры на 10°C удваивает скорость реакций. Вышеприведенные данные говорят о том, что митоз, по крайней мере частично, контролируется химическими реакциями.

Наряду с описанием общих признаков процесса клеточного деления, присущих большинству клеток, мы должны помнить о возможности существования некоторых отклонений в клеточной структуре и в процессах клеточного деления, сложившихся в результате естественного отбора и эволюции. В последующих главах мы рассмотрим примеры некоторых отклонений в организации, движении и физиологии развивающихся клеток.

● Процесс клеточного деления состоит из двух основных этапов. В начале идет митоз, расщепление хромосом и образование пары структур, известных под названием хроматид. В конце этого этапа каждая из них во вновь образовавшейся клетке становится хромосомой. Второй этап включает в себя деление цитоплазмы. Процессы клеточного деления растительных и животных клеток очень похожи. Однако относительно факторов, контролирующих клеточное деление, известно пока еще очень мало.



10—11. Три формы бактериальных клеток: слева — сферическая форма (кокки); в центре — палочковидная (бациллы), справа — спиральная (спириллы).

◆ Проверьте себя

1. Каковы причины, благодаря которым процесс клеточного деления долгое время оставался не совсем ясным? 2. Каковы два этапа клеточного деления? 3. Какие изменения в клетке предшествуют делению? 4. В чем сходство и различие деления растительной клетки и животной? 5. Почему более глубокое понимание механизма клеточного деления поможет разгадать тайну возникновения раковой болезни?

154 Разновидности клеток

10—8. Могут ли клетки существовать без ядра? Большинство клеток обладает контролирующими центрами, ядрами. Однако у сине-зеленой водоросли, которая считается самой примитивной формой жизни, видимые ядра отсутствуют. Тем не менее мы все же можем предположить, что у нее есть контролирующий центр. Может быть, просто у нас еще нет метода, с помощью которого можно было бы сделать эти ядра видимыми. Однако в клетках сине-зеленой водоросли обнаружены хроматиновые гранулы, которые состоят из ДНК.

Глеокапса (*Gloeocapsa*), показанная на рисунке 10—10, яркий представитель одноклеточных сине-зеленых водорослей. Микроскопическая, в виде сферы клетка глеокапсы содержит хлорофилл и другие пигменты, окруженные поверх клеточной стенки желеобразным слоем.

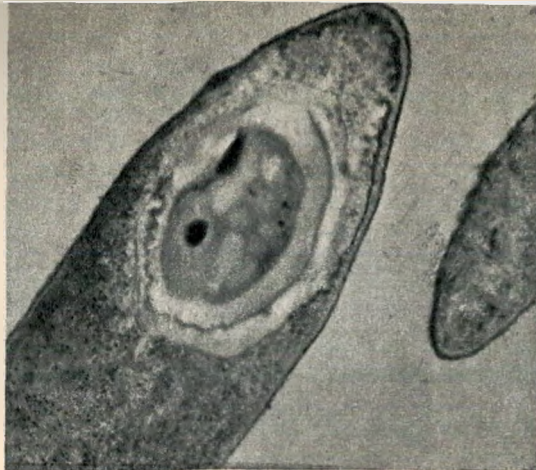
Хлорофилл, содержащийся в клетках *Gloeocapsa*, концентрируется не в хлоропластах, а кажется распределенным более или менее однородно по всей клетке. Однако с помощью больших увеличений электронного микроскопа можно видеть, что в действительности это не так. Молекулы хлорофилла, по-видимому, кон-

центрируются на поверхности гран, как мы это увидим в главе 19.

Глеокапса и родственные с ней организмы имеют довольно простое строение, по крайней мере по сравнению со многими клеточными организмами. Палеоботанические данные говорят о том, что сине-зеленая водоросль существовала еще до мхов, папоротников и семенных растений. Действительно, ископаемые сине-зеленые водоросли считаются самыми древними из известных ископаемых. Некоторые из них насчитывают более 500 миллионов лет. Возможно, что глеокапса и родственные ей организмы не поднялись до более совершенных форм организации, оставаясь в том же виде, что и сотни миллионов лет назад.

Вы можете видеть, что сине-зеленые водоросли являются отклонением от типичных клеток. Хотя они и содержат хроматин и хлорофилл, эти вещества не организованы в хромосомы и хлоропласты, как это имеет место у многих других одноклеточных организмов. Исходя из всего сказанного, напрашивается вопрос: а не является ли сине-зеленая водоросль самой примитивной клеткой?

10—9. Бактерии — еще один тип клеток без четко обозначенного ядра. Бактерии похожи на сине-зеленые водоросли в следующем: они являются одноклеточными организмами; у них нет ядра, окруженного ясно различимой мембраной, хотя при окрашивании обнаруживаются хорошо видимые тела ДНК, присутствующие в цитоплазме. Подобно глеокапсе, у некоторых бактерий есть желеобразный слой, окружающий клеточную стенку. На рисунке 10—11 показаны три основных вида бактерий.



10—12. Спора в бактериальной клетке (х 120 000).

Большая часть бактерий — гетеротрофы, однако несколько видов бактерий относится к числу фотосинтезирующих. Некоторые бактерии являются паразитами (т. е. они живут и размножаются исключительно за счет других живых организмов). Среди них есть бактерии, которые вызывают определенные болезни. Следует подчеркнуть, что наиболее хорошо приспособившиеся паразиты никогда не убивают своего хозяина, так как при этом они теряют свое убежище и питание. «Наилучшими» паразитами считаются те, которые живут внутри своего хозяина и не причиняют ему сильного вреда, может быть, даже помогая ему. Например, некоторые бактерии обеспечивают своих хозяев необходимыми витаминами. В пищеварительном тракте человека содержится много видов бактерий, которые не являются вредными. Один из них синтезирует витамин К, который мы используем.

Некоторые бактерии используют в качестве пищи только мертвый органический материал, расщепляя его до простых неорганических соединений. Эти гнилостные бактерии чрезвычайно важны для продолжения существования жизни на Земле. Благодаря их жизнедеятельности соединения типа неорганических солей углекислоты и воды возвращаются в кругооборот и могут затем быть использованы растениями для синтеза новых пищевых материалов. Такого рода бактериальная жизнедеятельность позволяет нам надеяться, что у зеленых растений никогда не истощится запас углекислого газа. Благодаря жизнедеятельности гнилостных бактерий в состав нашего тела входит огромное количество атомов углерода,

которые когда-то были частью других живых существ. Некоторые атомы могли быть частью динозавра 200 миллионов лет тому назад. Другие могли быть частью какого-либо примитивного растения доисторического болота. Организмы со временем стареют, в то время как атомы довольно устойчивы.

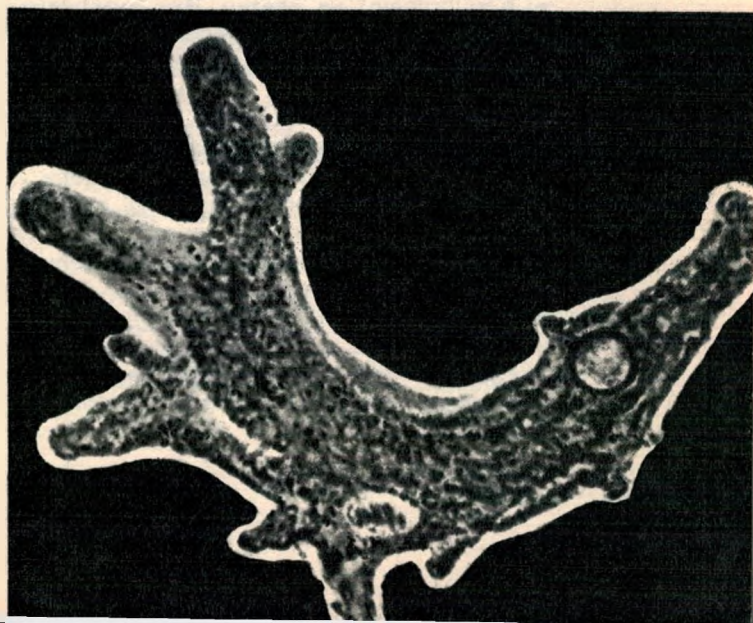
Возвращаясь теперь к другим структурным особенностям бактерий, мы находим, что некоторые из них могут двигаться. Вряд ли вам придет в голову думать о них как об объектах, с которыми вы сможете соревноваться в беге, учитывая их размеры; но некоторые из них двигаются довольно быстро. Подсчитано, что если бы бактерии смогли поддерживать тот же коэффициент полезного действия, что и автомобиль, то они должны были бы двигаться со скоростью 190 миль в час.

Другой особенностью некоторых бактерий является специализированная адаптация к неблагоприятным условиям окружающей среды. Она заключается в том, что они, превращаясь в спору, способны образовывать очень устойчивую оболочку в неблагоприятных условиях окружающей среды. Электронная микрофотография бактериальной споры показана на рисунке 10—12. Некоторые бактериальные споры способны выдерживать даже кипячение в течение нескольких часов. Для обычных бактериальных клеток такие крайние условия оказались бы губительными.

Изучение бактерий имеет большое значение, так как, с одной стороны, они

155

10—13. Амеба (*Amoeba proteus*) с выпущенными ложноножками.



служат возбудителями болезней, а с другой — они являются удобным экспериментальным объектом при изучении некоторых основных свойств, присущих всем живым организмам. Их размер, простота обращения с ними, большая скорость размножения и роста и тот факт, что они мутируют, делают их идеальными лабораторными «морскими свинками».

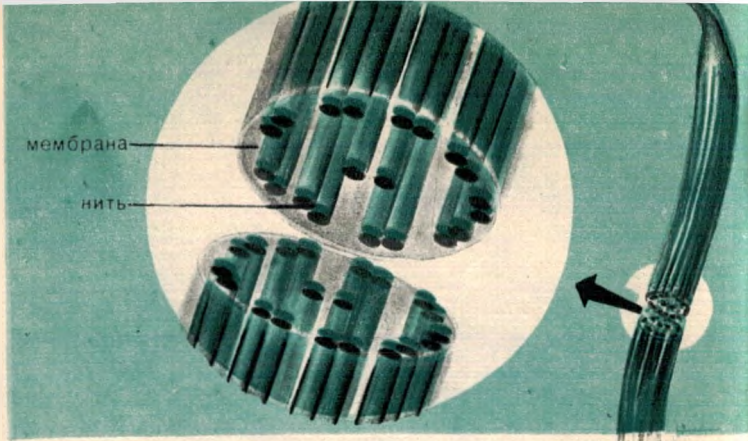
10—10. Многообразие форм движения. Чтобы добыть пищу, гетеротрофы должны уметь двигаться сами либо заставлять пищу двигаться по направлению к ним. Возможно, преимущество некоторых одноклеточных автотрофов состоит в том, что они двигаются в ту область, где больше солнечного света. Механизмы такого движения значительно различаются у разных одноклеточных организмов. Встречается также много простейших, которые довольно неподвижны. Вместо того чтобы ждать, пока пища окажется на их пути, они используют различные способы для создания тока воды, которая может принести какую-либо пищу.

158

Самые простые формы клеточного движения, включая растяжения очень гибкой клеточной мембраны (например, у амебы и родственных ей организмов), можно рассматривать как адаптацию к изменяющимся условиям внешней среды. Клеточная мембрана амeбы может в любом месте вытягиваться благодаря перемещению внутренней жидкости в это пространство. Провисшая часть клетки выравнивается. Вы, вероятно, заметили, что этот способ движения обладает большим недостатком — организм движется очень медленно (рис. 10—13).

Другой способ движения одноклеточных форм связан с волокноподобными образованиями различной длины, которые выступают из клетки. Эти «волоски» обычно называют ресничками (если они короткие) или жгутиками (если они длинные). В обоих случаях они могут двигать клетку.

Электронный микроскоп подтвердил существование разнообразных нитевидных структур у одноклеточных и высших организмов, с помощью которых они передвигаются (например, таковы волнообразные движения жгутиков клеток спермиев растений и животных). Некоторые организмы обладают способностью создавать ток жидкости вдоль поверхности. Недавние электронномикроскопиче-

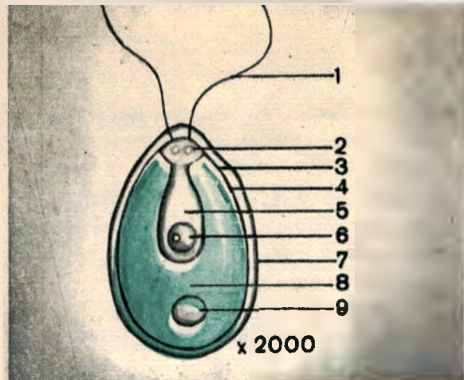


10—14. Поперечный срез жгутика выявляет нити, расположенные в виде девяти групп, по две нити в каждой.

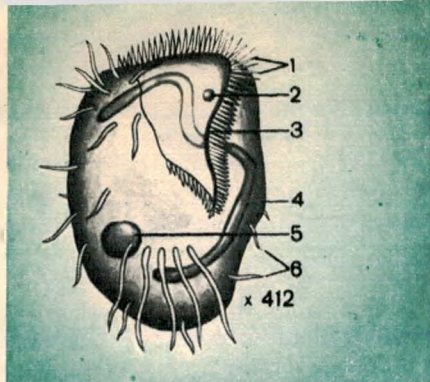
ские исследования показали, что реснички и жгутики, в основном, состоят из митохондрий. Кроме того, в поперечнике нитевидных структур, как показано на рисунке 10—14, под мембраной имеются 9 белковых волокон и центральная группа, состоящая из двух одинаковых волокон. Довольно странное совпадение. Если вы помните, точно так же устроены центриоли (те самые два цилиндра, с деления которых начинается подготовка к митозу). Центриоли не используются для движения клетки ни в целом, ни для создания тока жидкости. Их роль еще точно не установлена, хотя и известна удивительная структура поперечного среза волоска, состоящего из девяти волокон, расположенных по кольцу, с двумя волокнами в центре.

Еще задолго до того, как электронный микроскоп стал обычным инструментом исследования, анатомы пришли к выводу, что некоторые неподвижные клетки в действительности являются модификацией ресничек или жгутиков. Они считали, что такие клетки, как светочувствительные клетки глаза, определенные клетки уха, сначала были ресничковыми или жгутиковыми клетками, но со временем они изменились. Сейчас электронномикроскопические исследования строения таких клеток подтверждают этот вывод. Действительно, некоторые клетки глаза и уха имеют внешнее кольцо из девяти белковых волокон, без двух волокон в центре.

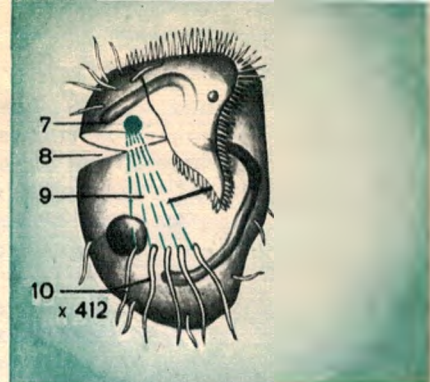
Поставьте себя на место ученого, который столкнулся с этим фактом. К каким бы вы пришли выводам относительно происхождения клеток, похожих на тоненькие волоски, с помощью которых



10—15. Зеленая водоросль *Chlamydomonas*. 1 — жгутик; 2 — сократительная вакуоль; 3 — клеточная мембрана; 4 — зрительное пятно; 5 — цитоплазма; 6 — ядро; 7 — клеточная оболочка; 8 — хлоропласт; 9 — пиреноид.



10—16. Слева — реснитчатое простейшее *Euplotes*; справа — диаграмма опыта, поставленного над *Euplotes*, в котором близ контролирующего центра был сделан надрез. 1 — ресничка; 2 — малое ядро; 3 — ротовая борозда; 4 — большое ядро; 5 — сократительная вакуоль; 6 — щупальцы; 7 — контролирующий центр; 8 — надрез; 9 — нейрофибрилла; 10 — щупальцы.



передвигаются микроорганизмы? Каковы функции двух внутренних волокон? Какую роль в этом могла играть мембрана?

Исследования показали, что добавление АТФ приводило к нарушению ритма покоящегося жгутика. Удивительно то, что, чем выше концентрация АТФ, тем быстрее повреждается жгутик. Это приводит нас к предположению, что АТФ генерирует сокращение мышц и жгутиков таким же образом, как и мышечные сокращения, о которых мы будем говорить в последующих главах. Предполагается, что каким-то образом добавление АТФ приводит к изменению формы и укорочению молекул белка внутри волокон, но более подробных данных об этом пока нет.

10—11. Многообразие структуры и функции. В качестве примера одноклеточной формы, которая обладает многими особенностями, как описанными ранее, так и некоторыми, еще не обсуждавшимися, мы можем рассмотреть хламидомонаду (*Chlamydomonas*), показанную на рисунке 10—15.

Мембрана, окружающая клетку хламидомонады, представляет собой довольно толстую клеточную стенку, состоящую из молекул целлюлозы. Целлюлоза — это углевод, длинные молекулы которого состоят из соединенных вместе молекул простых сахаров. Клеточная стенка типична для большинства растительных клеток и простейших, которые обычно существуют в форме автотрофов. Она относительно неактивна, и ее считают неживой.

Основываясь на том, что у хламидомонады есть жгутики, этот организм часто

относят к животным. Однако если мы глубже вникнем в эту проблему, мы увидим, что понятия «животное» и «растение», так же как и другие категории классификации, основываются на эмпирическом наблюдении. Поэтому, видимо, вполне логично отнести хламидомонаду к простейшим, не пытаясь классифицировать ее как растение или животное.

Кроме уже указанных особенностей, у хламидомонады есть большой чашеобразный хлоропласт. Она может синтезировать пищу из воды и углекислоты. У этого простейшего заметна еще другая специализированная структура, называемая глазным пятном. Известно, что хламидомонада плавает к слабому источнику света и уплывает от сильного. По-видимому, эта реакция как-то связана с глазным пятном. Здесь мы имеем организм (предположительно развитый гетеротроф), живущий как автотроф, способный быстро двигаться и реагировать на свет. Словом, в этой маленькой одиночной зеленой клетке мы находим широкий спектр процессов жизнедеятельности.

Одно из недавних интересных явлений было обнаружено у одноклеточного организма, похожего на хламидомонаду. Его называли эвгленой (*Euglena*). У нее так же как и у хламидомонады, есть жгутики и хлорофилл. Если эвглену, подобно простейшим, обработать стрептомицином (широко распространенный антибиотик), то она потеряет весь свой хлорофилл. Однако от этого эвглена, как правило, не погибает, так как может существовать за счет пожирания бактерий и других крошечных форм жизни. Другими словами,

она может существовать, и не осуществляя фотосинтез. В этом случае, как вы видите, при определенных условиях аутоτροφ становится гетеротрофом. Кстати, в природе существуют хламидомонады, которые являются гетеротрофами не потому, что они подверглись действию стрептомицина, а потому, что у них просто отсутствует хлорофилл. Как объяснялось в главе 8, некоторые гетеротрофы в процессе развития, вероятно, использовали свет для синтеза пищи, так же как это делают автотрофы. Возможно, что эвглена и некоторые виды хламидомонады являются представителями самой ранней формы развивающихся гетероавтотрофов.

Существует еще один одноклеточный организм, имеющий необычное строение, — это эуплотес (*Euplotes*). Эти широко распространенные крошечные организмы обитают в водоемах со стоячей водой. *Euplotes* имеют довольно высокую организацию, которая сильно отличается от генерализованной клетки. У эуплотеса вместо клеточной стенки гибкая оболочка, состоящая из протеина. На рисунке 10—16 приведено строение клетки.

На одной стороне клеток эуплотеса можно обнаружить реснички, вытянутые в ряд вдоль желобка вниз, почти до самой середины клетки. Кроме того, на поверхности клеток имеются более толстые выступы, называемые усиками. Каждый усик состоит из пучка ресничек. По-видимому, клеткам этого организма усики

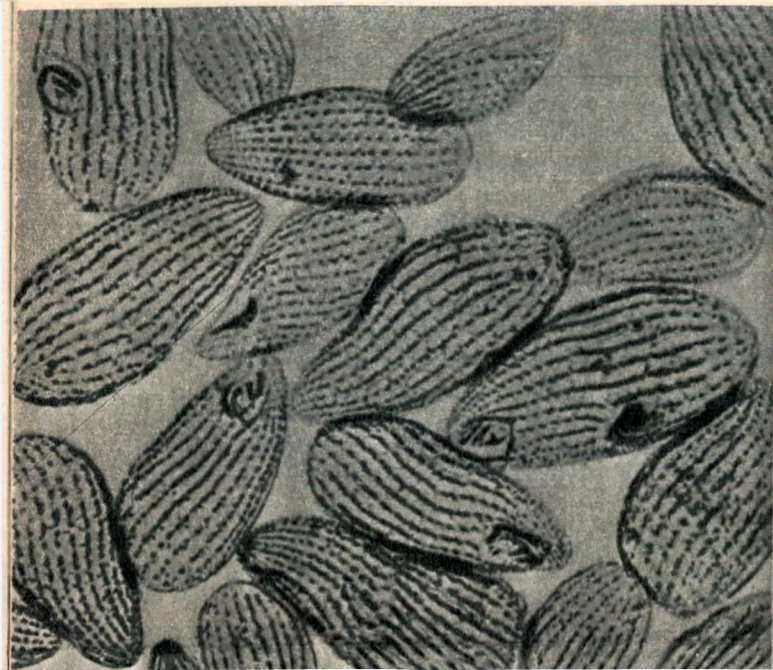
помогают двигаться, так же как наши ноги служат нам средством передвижения. Организованное движение подразумевает существование у этих организмов системы, координирующей их движение, аналогичной нервной системе, которую мы встречаем у высших животных. Это относится ко всем простейшим, движение которых координировалось. Однако, видимо, у них нет нервной системы: вместо нее имеются нервоподобные волокна, идущие от контролирующего центра к усикам.

Заметьте, что мы не используем при описании этих организмов такие слова, как «нервы» или «мозг», хотя трудно удержаться от этого. Все, что ученые называют волокнами, есть нейрофибриллы (очень нечеткий термин). В научной литературе под этим словом подразумевают маленькие нервные волокна.

Клетки эуплотеса имеют очень высокую степень координации движения для такого, казалось бы, простого, примитивного простейшего. То же самое можно сказать в отношении обычных парameций. С помощью простой операции было показано, что нейроподобные волокна функционируют так же, как и нервы. Специальными инструментами, применяемыми для клеточной хирургии, на клетке были сделаны надрезы, как показано на рисунке 10—16. Вы видите, что надрез был сделан между контролирующим центром и усиками. В результате этого оказалось, что клетки эуплотеса утрачивали способность к координированному движению. Аналогичные надрезы в других местах клетки не влияли на координацию движения, если целостность нейрофибрилл не нарушалась.

В клетках эуплотеса нет хлорофилла, и потому они не могут синтезировать для себя пищу. Однако они могут поглощать отдельные молекулы пищи, находящиеся в воде, через мембрану клетки. Этого недостаточно для поддержания жизнедеятельности организма. Более важно то, что они могут захватывать большие твердые кусочки пищи через ротовую полость. Когда кусочек пищи приближается к ротовой полости, в ее основании образуется карман, который затем захлопывается, образуя вакуоль, внутри которой остается пища. Затем эта вакуоль продвигается в цитоплазму, где пища переваривается.

10—17. Реснитчатое простейшее *Tetrahymena*, окрашенное для показа на нем рядов ресничек.





10—18. Слева — вирус табачной мозаики; в центре — вирус коровьей оспы (x 104 000); справа — вирус гриппа.

Одного активного транспорта явно недостаточно для предотвращения направленной внутрь клетки диффузии воды. Но как только вода попадает внутрь клетки, она может быть удалена оттуда с помощью специальных структур, называемых сократительными вакуолями. Эти структуры заполняются водой, разбухают и затем быстро сокращаются, выбрасывая воду через наружную мембрану. Считают, что сократительная вакуоль напоминает насос откачивает излишки воды, которые иначе влияли бы на функции клетки.

Организм эуплотес не укладывается в рамки обобщенной схемы клетки, так как у него имеется два ядра — одно большое и одно несколько меньше. Обратите внимание на строение двух ядер, изображенных на рисунке 10—16.

10—12. Биохимический парадокс. Обратимся сейчас к организму с необычным названием тетрагимена (*Tetrahymena*). Подобно множеству других одноклеточных форм, этот организм передвигается с помощью ресничек и питается более мелкими организмами, главным образом бактериями. (На рисунке 10—17 показана тетрагимена, окрашенная так, чтобы были видны ряды ресничек.) Однако исследования показали, что этот микроорганизм можно культивировать на среде, свободной от бактерий. В этом случае они питаются другой пищей.

Тщательные исследования показали, что для жизнедеятельности тетрагимены необходимы те же аминокислоты, минеральные соли, витамины и сахара, что и для людей. Этот организм не может синтезировать необходимые химические соединения, как и человек. Тут мы имеем дело уже с развитым одноклеточным

гетеротрофом, который с точки зрения биохимии сложен почти так же, как и человек, состоящий из нескольких триллионов клеток. Можно ли теперь говорить, что *Tetrahymena* является простой формой жизни?

10—13. Могут ли клетки существовать без цитоплазмы? Может показаться просто невероятным, что какой-либо организм может существовать без цитоплазмы. Каким образом энергия, необходимая для жизненных процессов, могла высвобождаться в отсутствии митохондрий? Каким образом мог идти синтез белков и ферментов без рибосом? Как могло образоваться веретено в процессе митоза? Если такой организм существовал, то он должен был состоять в основном из ядерного материала и какой-то оболочки, и, кроме того, вряд ли он мог проявлять большую активность. Дело в том, что вирусы полностью соответствуют этому описанию.

На рисунке 10—18 показаны фотографии нескольких известных вирусов, сделанные с помощью электронного микроскопа. Их способ самоудвоения обсуждался в главе 7.

У вирусов нет каких-либо видимых структур, присущих обобщенной схеме клетки. Они настолько малы, что их можно увидеть только с помощью электронного микроскопа. По форме вирусы могут быть палочкообразными, сферическими или гексагональными, с хвостиком или ножкой. По-видимому, их строение очень сложное: сердцевина, состоящая из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК), и белковая оболочка. В этом случае нельзя различить ядро, цитоплазму или клеточную мембрану. Науке известно примерно триста вирусов, патогенных для человека,

и свыше ста вирусов, поражающих животных, растения и бактерии.

Несмотря на всю их кажущуюся простоту, вирусы представляют собой довольно сложные организмы. Исследователи из Калифорнийского университета в 1961 г. заявили, что им удалось определить структуру белковой оболочки вируса табачной мозаики (рис. 10—18). В этих исследованиях было показано, что эта оболочка состоит из 2000 продолговатых молекул, каждая из которых состоит из 158 молекул 16 различных аминокислот. Позже была изучена сердцевина этого вируса, и оказалось, что она состоит из 6502 нуклеотидных остатков, которые образуют от 10 до 100 генов (молекул нуклеиновых кислот) вируса табачной мозаики.

Исследования показали, что вирусы поражают клетки избирательно. Например, вирус полиомиелита размножается только в культуре нервных клеток. До сих пор еще никому не удалось вырастить вирус на неживом материале. Кроме того, никому еще не удавалось синтезировать вирус. Однако в 1962 г. группа исследователей из университета штата Юта сообщила, что им удалось создать такие условия, при которых вирус табачной мозаики мог размножаться вне живых клеток.

Вirus сохранял свою способность заражать животных и растения даже после длительной изоляции от живого материала. Другими словами, они неактивны до тех пор, пока не встретятся со специфичной клеткой организма-«хозяина». Нападая на клетку здорового организма хозяина, вирус сначала прикрепляется к клеточной мембране и затем впрыскивает свои молекулы нуклеиновой кислоты внутрь клетки, сама же белковая оболочка остается вне клетки. Начинается процесс репродукции. Из материалов клетки хозяина образуются тысячи «новорожденных» вирусов. Используя молекулы, имеющиеся в клетке, вирусная ДНК начинает за короткое время производить огромное количество себе подобных. После этого нуклеиновые кислоты вируса синтезируют из материалов клетки хозяина белковые оболочки для каждой новой вирусной ДНК. Тысячи новых вирусов переселяются в здоровые клетки и поражают их. Можно сказать, что в данном случае гены вируса становятся генами клетки.

● Хотя сине-зеленые водоросли и бактерии не обладают видимыми ядрами, их жизнедеятельность и размножение четко регулируются. Это указывает на то, что имеет место контроль со стороны ядра, и существует определенный тип генетического механизма.

Некоторые одноклеточные формы преодолели неактивную форму существования благодаря тому, что они смогли выработать разнообразные способы передвижения. Возможно, в результате этого они сейчас проявляют самую разнообразную степень сложности: в движении, структуре и питании.

Вирусы устроены довольно просто. Они состоят только из нуклеиновой кислоты и белковой оболочки. Цитоплазма у них отсутствует. Они могут размножаться только внутри живой клетки и только благодаря тому, что они навязывают свою ДНК клетке, в которую вторглись. Так как вирусы являются паразитами (их питание зависит от живых клеток), то вряд ли они были первыми гетеротрофами.

◆ Проверьте себя

1. В чем отличие строения клетки глеокапсы от строения генерализованной клетки, описанной ранее? 2. Чем отличаются бактерии от генерализованной клетки? 3. Какую полезную роль играют бактерии в связи с аутотрофами? 4. Какие данные указывают на то, что клетки глеокапсы и бактерии имеют более высокую организацию, чем одиночные большие молекулы? 5. Каким образом удается некоторым бактериям переносить чрезвычайно неблагоприятные условия окружающей среды? Является ли это примером разнообразия живых существ? 6. Какие данные, представленные в этом разделе, дают возможность предположить, что в процессе эволюции происходит адаптация существовавших структур к новым условиям? 7. Какие аргументы вы могли бы привести в пользу классификации клеток эуплотеса как животных? 8. С чем связано присутствие или отсутствие митохондрий в клетке? 9. Какое существует доказательство, указывающее на то, что клетки эуплотеса обладают контролирующим центром, который координирует некоторые процессы жизнедеятельности? 10. Эволюция предполагает, что формы жизни изменяются и становятся более сложными. Приведите ваши соображения относительно причин, почему такие простые формы жизни, как клетки и бактерии, продолжают существовать и поныне. Приведите в соответствие ваши идеи и теорию эволюции. 11. Какие преимущества у гетеротрофного и у аутотрофного способов питания? 12. Какой кодовый посредник содержится в ДНК вируса? 13. Какого кодового посредника нет в ДНК вируса? 14. Почему более вероятно, что вирусы появились только после того, как появились другие клетки? 15. Каким образом вирус использует клетку своего хозяина?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Сходство структуры, обнаруженное у развивающихся клеток, очевидно, ответственно за сходство в целом клеточной функции. Митохондрии служат для высвобождения энергии, рибосомальная РНК и РНК, растворенная в цитоплазме, участвуют в синтезе белка; в хромосомах заложен генетический код построения гена.

В процессе клеточного деления происходит передача закодированной информации от поколения к поколению и, кроме того, родительские клетки передают дочерним клеткам часть цитоплазмы с ее содержимым. Поэтому «новорожденные» клетки ведут себя так же, как и родительские клетки.

Хотя одноклеточные формы жизни в основном похожи друг на друга, среди них встречаются формы, заметно отличающиеся от абстрактной генерализованной клетки. У некоторых отсутствуют ядра, у других — цитоплазма. Тем не менее все они живут и размножаются. Такое сочетание различий и сходства, часто наблюдаемое в биологии, можно объяснить с помощью теории естественного отбора.

В главах 5 и 9 приводится концепция гетеротрофной гипотезы. Мы показали, каким образом жизнь, начиная с простых групп атомов, могла стать такой, какой мы ее знаем сейчас. Это было сделано для того, чтобы показать, каким образом ученые пытались разрешить проблемы, стоящие перед ними.

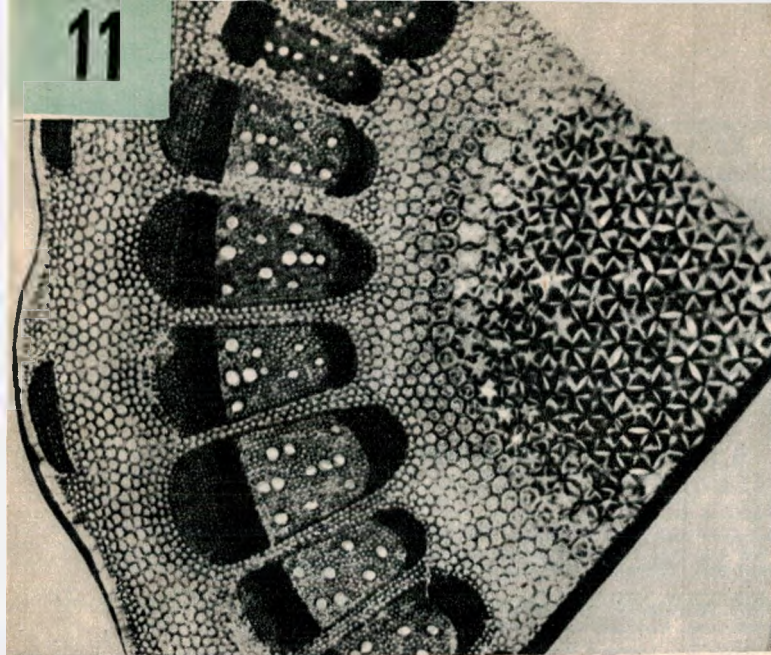


Рисунок поперечного сечения стебля чертополоха, сделанный Грю в 1672 г. для его книги «Анатомия растений».

*

162

Клеточная теория

Развитие биологии, как и любой другой науки, зависит от развития идей и новых методов. Новые методы позволяют получить новые наблюдения, которые в свою очередь являются основой для новых идей и обобщений. Клеточная теория развивалась, как мы увидим, на основе взаимодействия идей и фактов, собранных с помощью непрерывно улучшающихся методов. Теория выросла из простых наблюдений и концепций в более точные наблюдения и более тщательно разработанные концепции. Ученые, работавшие в течение более трех столетий, внесли большой вклад в развитие этой теории. Именно так, а не в результате неожиданного вдохновения ученого-одиночки возникло большинство научных теорий.

Знакомясь с содержанием этой главы, вы узнаете, что создание этой теории является плодом труда многих людей, каждый из которых добавлял немного к предыдущим научным концепциям.

Первые наблюдения над клеткой

11—1. Микроскоп приводит к новым открытиям. Древние греки, в частности Аристотель и Теофраст, кое-что знали об органах живых существ. Но они никогда не подозревали о существовании мельчайших единиц — клеток, из которых состоят эти органы, так как у них еще не было микроскопа.

Новый подход к исследованию, который развился в XVII веке, привел к повышению качества различных инструментов для научных исследований, например линз. Технический прогресс в XVII веке в Европе привел к созданию мастерских, ставших предвестниками современных лабораторий. Поэтому XVII век считают веком «научной революции». В течение последних 300 лет наукой называют деятельность, которая осуществляется в лабораториях, оснащенных специальными приборами. Ни в один из предшествующих периодов изучения «натурфилософии» (так называли раньше науку о природе) наука не была так тесно связана с применением специальных методов или приборов.

Первый сложный микроскоп обычно приписывают некоторым датским мастерам, которые изготавливали очки, и относят приблизительно к 1600 г. Сложный микроскоп состоит из двух или более линз. Если взаимное расположение линз правильно подобрано, то увеличение и четкость изображения деталей далеко превосходят то, что получается с одной линзой. Но в течение долгого времени линзы были плохого качества, поэтому изображения были расплывчатыми и искаженными.

Для усовершенствования линз потребовалось почти столетие, прежде чем изображения, видимые в сложный микроскоп, стали по качеству равноценны тем, которые получались с помощью одной линзы.

Известно, что Антон ван Левенгук всегда использовал только одну линзу в качестве «микроскопа».

Появление сложного микроскопа, с группой линз хорошего качества, дало возможность наблюдать новый мир, который до сих пор еще был неизвестен. Потребовалось еще 35 лет, прежде чем сложный микроскоп был использован для изучения живых существ. На рисунке

11—1 даны изображения пчелы, выполненные Франческо Стеллутти. Это была одна из первых зарисовок, основанных на наблюдениях, сделанных с помощью микроскопа.

11—2. Наблюдения Р. Гука над клеткой. Значительные усовершенствования сложного микроскопа были сделаны Робертом Гук — выдающимся ученым, жившим в XVII веке.

Кроме того, Гук был изобретены простой воздушный насос и сбалансированный маятник, который используется в современных часах.

Результаты наблюдений с помощью микроскопа приведены в книге Гука «Микрография», опубликованной в 1664 г. в Лондоне. Используя обычный перочинный нож, Гук сделал очень тонкий срез пробки и поместил его под микроскопом. В книге «Микрография» Гук очень хорошо описывает, что делал и видел. Он рассказывает, что тонкий срез пробки под микроскопом имеет вид пористого вещества, поры которого были не очень глубокие, но многочисленные. Это были первые микроскопические поры, которые кто-либо когда-либо видел.

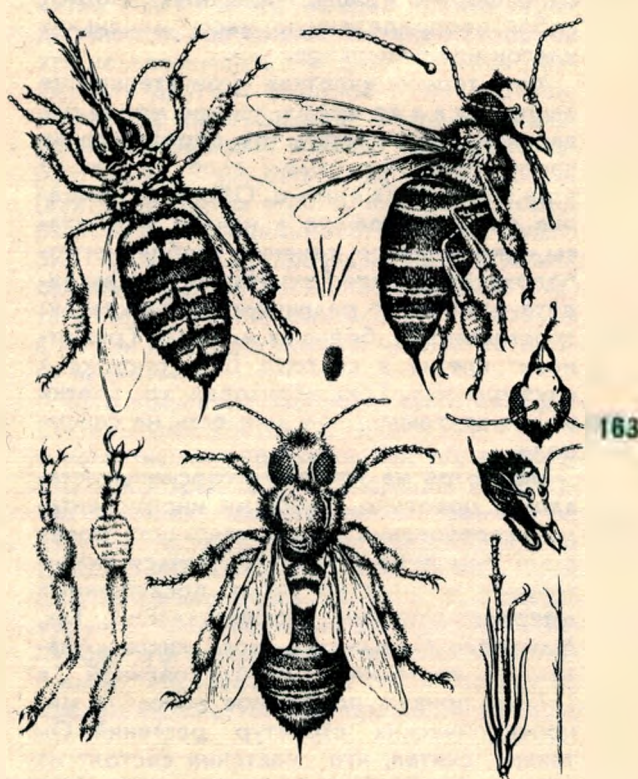
Гук применяет термин «клетки» при описании крошечных пор, которые он видел в тонких срезах пробки. Он овладел техникой первоклассных исследователей, которые подыскивают нужные ключи в поисках разрешения проблем. Сначала он объяснил словами и иллюстрациями то, что видел, потом рассказал о значении наблюдений: гибкость пробки является следствием ее порообразной клеточной структуры.

Однако Гук ничего не говорил относительно содержимого ячеек, которые видел в пробке. Он говорил в основном о «естественном соке», который, по его мнению, способен проходить из одной клетки в другую.

Гук написал, что он сделал открытие; и в самом деле, он сделал большое открытие. Но есть еще другая причина, по которой мы вспоминаем Гука. Он жил во времена, когда только совершенствовались научные инструменты, и использовал сложный микроскоп в качестве биологического инструмента для открытия. Этот факт имел важные последствия, так как он показал другим ученым возможность использования этого нового инструмента.

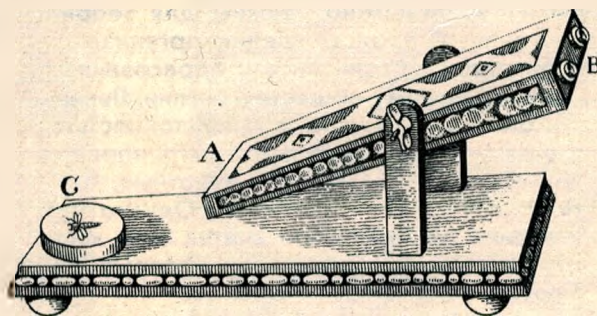
11—3. Изучение клетки другими биологами. С помощью микроскопа современниками Гука были исследованы тонкие срезы различных животных и растений. В этих срезах они обнаруживали «поры», похожие на клетки, описанные Гуком.

Английский биолог Грю изучал растения приблизительно в то самое время, когда Гук проводил свои микроскопические исследования (рис. 11—2). Они оба



11—1. Рисунок пчелы и некоторых частей ее тела, сделанный в 1625 г. Франческо Стеллутти, за 40 лет до опубликования Гуком его рисунков клеток.

11—2. Изображение бинокулярного микроскопа, использовавшегося в 1685 г.



были членами Королевского общества и работали на одинаковых микроскопах. В книге Грю «Анатомия растений», опубликованной в 1682 г. (через 18 лет после опубликования «Микрографии» Гука), Грю описывает свои наблюдения, подчеркивая, что использование микроскопа показало не только справедливость предположения о существовании пор, но и с большой точностью показало, что у большинства растений поры имеют сферическую форму, а сами поры представляют собой неопределенную массу маленьких клеток или пузырьков.

Хотя термин «клетка» окончательно не закрепился в то время, тем не менее появилась идея о том, что определенные части растений в самом деле состоят из этих крошечных единиц. Обратите внимание на иллюстрацию в начале этой главы — поперечное сечение стебля чертополоха, сделанное Грю. На рисунке вы видите множество различного вида клеток: толстостенных, больших и полых. Грю относит клетки в секторе EFG рисунка к «пузырькам». Грю нарисовал эти клетки

164

более круглыми, чем они есть на самом деле. Несмотря на то что микроскопы оставались довольно грубыми инструментами исследования, их популярность росла с каждым днем. Стало появляться значительное количество работ, посвященных микроскопическим исследованиям. Так, Марчелло Мальпиги в своей книге «Анатомия растения», опубликованной в 1672 г., привел подробное описание микроскопических структур растений. Он также считал, что растения состоят из клеток, хотя и называл эти единицы «мешочками».

Антон ван Левенгук провел большое количество наблюдений над крошечными движущимися организмами, которых он назвал «микроскопическими животными». Эти наблюдения, насколько вы помните, были чрезвычайно важны для теории биогенного происхождения организмов. В блестящей серии писем, адресованных

Королевскому обществу Англии, Левенгук описал организмы с такой точностью, что даже сегодня они могут быть определены как одноклеточные животные, бактерии или клетки спермы. Однако нет указания на то, что он считал этих «микроскопических животных», которых наблюдал, клетками.

● **Открытие микроскопа** позволило вести наблюдения, которые человек никогда прежде не проводил. Философы-натуралисты изучали все виды крошечных существ и затем начинали исследование частей растений и животных. Под микроскопом в тонких срезах организмов видны крошечные, похожие на клетки, ячейки. По мере того как все больше исследователей использовало микроскопы, все больше стало появляться сообщений и рисунков клеток. Ученые XVII века работали в основном на эмпирическом уровне, возможно, из-за абсолютной новизны метода и из-за удивительной картины, которая открывалась взору при увеличении крошечных существ с помощью микроскопа.

◆ Проверьте себя

1. Почему Аристотель мог говорить о строении организмов, но не о клетках? 2. Какие два события положили начало «научной революции» XVII века? 3. Почему мастерские по производству приборов считаются первыми лабораториями? 4. Почему Левенгук использовал в своем оптическом приборе только одну линзу? 5. Почему сам факт использования микроскопа Гуком был весьма знаменательным для биологии? 6. Какой вклад внесли Грю и Мальпиги в понятие о клетках?

Общие свойства, присущие всем клеткам

11—4. Знания о клетках постепенно накапливаются. Появление усовершенствованных линз позволило проводить еще более тонкие наблюдения над структурой животных и растений. Например, в середине XVIII века молодой немецкий медик Каспар Фридрих Вольф изучал структуру зародышей (неродившихся животных) некоторых животных.

Вольф подтвердил, что зародыш вырастает до формы и размера взрослого вида благодаря образованию новых специализированных клеток, которые становятся новыми органами. Другими словами, происходит не только увеличение количества клеток, но и распространение этих клеток в новые положения и в разные места сложного организма. Исследования Вольфа оказали значительное влияние на современную эмбриологию (науку, занимающуюся изучением эм-

брионального развития). Его наблюдения были замечательными, несмотря на то, что его микроскоп был хуже тех микроскопов, которые используются в современной средней школе.

Приблизительно в начале XIX века было известно, что органы тела состоят из тканей. Ткани составляют такие органы, как сердце, мозг и желудок. Основными тканями тела позвоночного являются кровь, кости, мускулы, хрящ, жир и нервы. Ткани составляют и органы растений — стебель, корни и листья. Но что же представляют собой ткани?

Несмотря на то что в течение 150 лет после работ Роберта Гука многие ученые проводили тщательные наблюдения над срезами органов животных и растений, никто не смог создать единой клеточной теории. Несколько позднее во Франции Р. Дютроше начал систематическое изучение растительных и животных тканей.

Дютроше считал, что живые ткани в действительности представляли собой крошечные клетки, которые удерживаются, как клеем, вместе, и что органы состоят из различного рода тканей.

Важные наблюдения и обобщения были сделаны шотландским ботаником Робертом Броуном, о котором мы уже упоминали в главе 5 в связи с непрямым доказательством движения частиц (броуновское движение). Броун наблюдал за клетками листа орхидей. Внутри клетки он обнаружил плотную круглую часть, которую назвал ядром. Исходя из этих наблюдений, он пришел к выводу, что

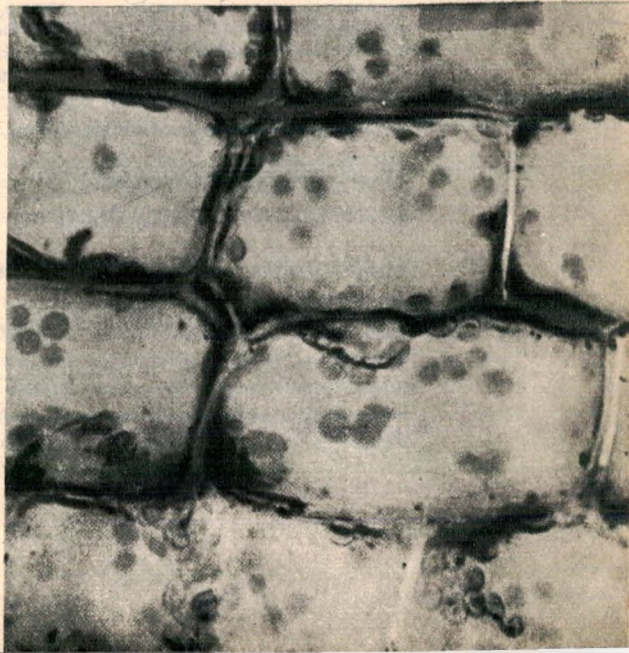
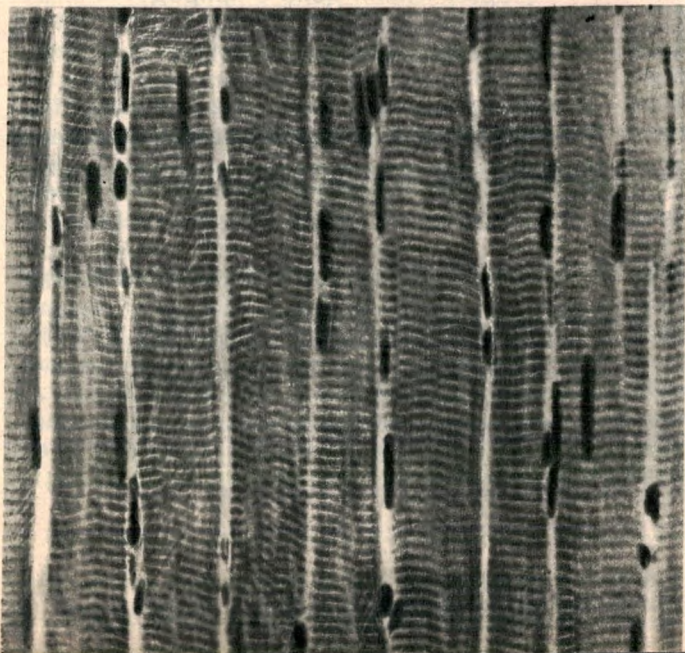
ядра также имеются и в клетках других цветковых растений.

11—5. Создание клеточной теории. Благодаря работам немецких биологов XIX века Теодора Шванна и Матиаса Шлейдена удалось сформулировать основные положения клеточной теории. Шлейден, работавший над проблемой происхождения клетки, опубликовал свою работу в 1838 г. В этой статье он писал, что ядро играет важную роль в развитии клетки и что каждая клетка ведет двойной образ жизни. С одной стороны, это независимость и индивидуальное развитие, с другой стороны — ее деятельность как интегральной части растения. Другими словами, каждая клетка, которую можно увидеть под микроскопом (взята ли она из стебля, листа или корня растения), функционирует так, как будто она является крошечным независимым организмом. Но хотя клетку можно считать независимой, она все же участвует в жизни всего организма, частью которого является.

В то время как Шлейден работал с растительными клетками, Шванн имел дело с животными клетками. Он обнаружил, что некоторые его наблюдения на клетках лягушек можно легко объяснить, взяв за основу концепцию Шлейдена (рис. 11—3). Шванн подтвердил свои идеи благодаря исследованию животных структур — от яиц пернатых до волокон мускулов. Его наблюдения привели к обобщению, что любая часть ткани состоит из клеток. Кроме того он пришел к выводу,

185

11—3. Основная структурная единица, видимая в клеточной ткани животного (слева) и растения (справа).



что имеется один универсальный принцип развития для элементарных частей организма и что этим принципом является образование клеток.

Нельзя сказать, что Шлейден и Шванн открыли факт существования клетки или даже название ее. Они просто более четко сформулировали, чем это делали раньше, основную идею о том, что из клеток состоят все живые существа — от одноклеточных организмов и до крупных деревьев и людей — и что эти клетки функционируют независимо и в то же время вместе. Эта основная идея называется **клеточной теорией**. Создание клеточной теории — значительный успех биологии. Она объединила в одном широком обобщении много наблюдений, которые были накоплены со времен Гука. Более того, она проложила путь к новым исследованиям во многих областях биологии.

166

● Развитие клеточной теории показывает важную роль связи между наблюдениями, гипотезами и использованием новых методов в науке. Более 150 лет велось исследование клеток, однако ученые не имели ясного представления об их полном значении. После того как, наконец, была выдвинута клеточная теория, многие наблюдения обрели свое место. Эта теория явилась результатом наблюдений и обобщений многих людей.

◆ Проверьте себя

1. Какой вывод сделал Вольф о росте зародышей? 2. Каким образом Дютроше использовал вывод Вольфа? 3. Какой вклад внес Роберт Гук в развитие клеточной теории? 4. Какие значительные идеи отражены в статье Шлейдена, опубликованной в 1838 г.? 5. Каким образом Шванн использовал идеи Шлейдена? 6. В чем заслуга работы, выполненной Шлейденом и Шванном?

Дальнейшее развитие и успех клеточной теории

11—6. Более совершенные инструменты помогают исследованию. Как только новый способ рассмотрения структуры растений и животных — клеточная теория — получила признание, она сразу же внесла новый дух в биологические исследования. Усовершенствования в использовании

красителей и линз микроскопа вооружили биологов еще более совершенными методами исследования и дали возможность получить еще больше информации о клетках.

Со времен Шлейдена и Шванна сложный микроскоп использовали почти 200 лет. Однако в течение этого времени не было сделано каких-либо усовершенствований его конструкции. Мы видели, что все ранние наблюдения микроскопических форм жизни были проделаны с помощью системы примитивных линз. Новейшие принципы обработки (шлифовки) линз еще не были применены к линзам микроскопа. Когда Вольф изучал куриный зародыш с помощью микроскопа, он должен был бороться с цветовым искажением, которое получается из-за неполноценности основной линзы. При изучении тонких срезов прозрачной животной и растительной ткани под микроскопом они светились всеми цветами радуги. Это сильно мешало точным исследованиям. В начале XIX века в сложных микроскопах начали использовать ахроматическую линзу. Она похожа на ту, которая используется в настоящее время в вашей школьной лаборатории. Термин «ахроматическая» означает «без цвета», но под этим подразумевается «без цветового искажения». С помощью ахроматических линз можно наблюдать отчетливое увеличение изображения без цветовых искажений.

11—7. Каждая клетка образуется из клетки. Последующее развитие клеточной теории состояло в тщательной проверке и уточнении некоторых ошибочных идей Шлейдена и Шванна, особенно тех, которые имели дело с природой клеточного деления. Они считали, что клетка просто выкристаллизовывалась из жидкости или что крошечные новые клетки образовывались внутри старых клеток. Приблизительно через десять лет после того как Шлейден и Шванн выдвинули клеточную теорию, было показано, что они ошибались в своих взглядах относительно развития новых клеток. Эти новые открытия были результатом того внимания, которое было уделено первым стадиям развития зародыша животного. Ученые заметили, что клетки растущего организма удваиваются благодаря клеточному делению. Важные для полового размножения спермии и яйца не считались клет-

ками до последнего времени, но работами многих биологов было показано, что спермии — это мужские половые клетки, а яйца — женские половые клетки. В 1842 г. было доказано, что пыльцевые частицы растений образуются в результате клеточного деления. Было обнаружено, что в таких клеточных делениях всегда участвует ядро.

Наконец, в 1855 г. Рудольф Вирхов — немецкий медик и биолог пришел к выводу, что количество клеток обычно увеличивается в результате клеточного деления. Утверждение Вирхова по-латыни звучало так: *omnis cellula e cellula*, что означает, что все клетки образуются из клеток.

11—8. Живое вещество клетки. В середине XIX века стало также известно, что стенка, окружающая клетку, не является жизненным веществом. Напротив, жизненное вещество находится внутри клетки. Что же это за жизненное вещество внутри клеток, это «желе», в котором находится ядро?

Вначале не было даже названия для этого «жизненного вещества». В конце концов оно было названо протоплазмой (первичной плазмой) — термин, который встречается во многих учебниках биологии. Но никто из исследователей не обнаружил чистого вещества или какой-то постоянной смеси, которую можно было бы назвать веществом жизни.

Протоплазма — это не какое-то определенное химическое вещество, не постоянная определенная смесь. Протоплазму можно с большой точностью считать частью содержимого клетки, которая постоянно подвергается быстрым изменениям.

Некоторые биологи XIX века довели идею о связи жизни с протоплазмой до абсурда. Они говорили: «Жизнь — способ существования протоплазмы». Затем (почти вслед за этим) они говорили: «Протоплазма — это вещество живых организмов, которое является жизненным (одухотворенным)».

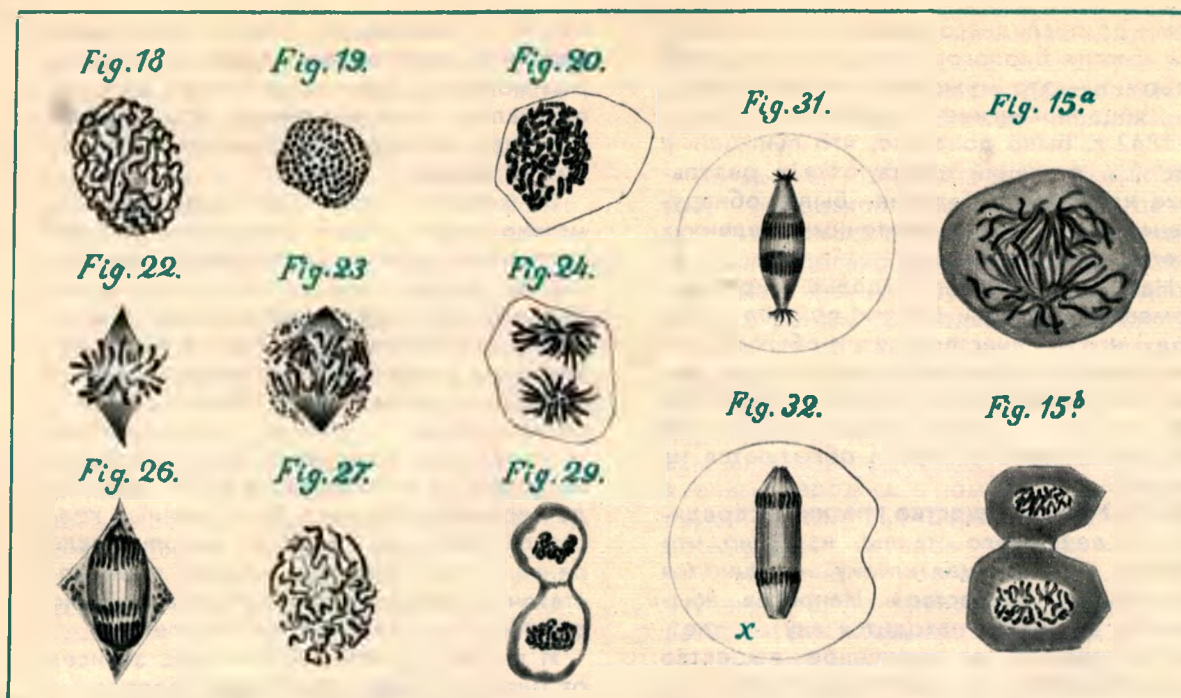
Таким образом, на вопрос, что такое протоплазма, любой школьник мог ответить, что это вещество жизни. Если же спросить, что такое жизнь, то он мог ответить, что жизнь — это протоплазма. Поэтому термин «протоплазма» стал бессмысленным, и мы стараемся избежать его в этой книге.

11—9. С помощью новых красителей изучается деятельность ядра. До некоторых пор роль ядра в клеточном делении оставалась неопределенной. Это, вероятно, было связано с трудностью наблюдения за ядром.

В живой клетке ядро, как правило, можно видеть только при значительном увеличении обычного светового микроскопа. Ядро, находящееся в процессе деления, наблюдать еще труднее. Анилиновые красители окрашивают ядро, цитоплазму и клеточную оболочку по-разному и, следовательно, облегчают узнавание этих структур. Анилиновые красители синтезируются искусственно, и методика их получения не была известна до середины XIX века. Естественные красители, которые биологи использовали раньше, не всегда окрашивали ядра достаточно хорошо, чтобы их можно было отличить от остальных частей клетки.

И вновь дальнейший прогресс зависел от развития подходящих для проведения исследований методов. В то время не было недостатка в хороших микроскопах, но не было известно, как обрабатывать клетки, чтобы увидеть как можно больше клеточных структур. Следует отметить, что никто не знал, будут ли анилиновые красители для этой цели лучше, чем естественные. Когда в 1860-х годах химики получили анилиновые красители, кто-то просто наугад попытался использовать их для окрашивания тонких срезов растительных и животных тканей.

В 1879 г. немецкий биолог Вальтер Флемминг использовал различные анилиновые красители и ахроматические линзы. Обработав клетки красителями и изучая их под микроскопом с ахроматическими линзами, он проследил за поведением ядра в процессе клеточного деления (рис. 11—4). В его книге «Клеточное вещество, ядро и клеточное деление» описаны результаты наблюдений над клеточным делением, причем описания очень близки к тем, с которыми вы уже знакомы. Так как хромосомы похожи на нити, то Флемминг решил назвать этот процесс митозом (греческое слово, что в переводе значит «нить»). Строго говоря, митоз относится только к процессу ядерного удвоения. Образования клеточной пластинки в растительных клетках и клеточной бороздки в животных клетках, которые мы уже рассматри-



168 11—4. Эти рисунки клеток и хромосом на различных стадиях митоза сделаны в 1879 г. Вальтером Флеммингом.

вали ранее, являются делениями цитоплазмы.

Было бы неправильным считать, что Флемминг был единственным первооткрывателем явления митоза. Понимание всей последовательности процесса митоза зависело от многих ученых, работавших над этой проблемой все предыдущие годы. Одна из основных трудностей исследования событий, происходящих в клетке, состояла в том, что клетки погибали в процессе окрашивания. Это означает, что клетка изучается только после того, как жизнедеятельность в ней прекращена. По этой «остановленной в движении» картине Флемминг и другие исследователи воссоздали то, что происходит в живых клетках. Это примерно то же, что воссоздать работу фабрики по серии моментальных снимков, взятых в различные интервалы времени. По существу это и было сделано Флеммингом. Другие ученые, основываясь на работе Флемминга, в конце концов выявили связь хромосом с наследственностью и эволюцией. Именно так развивается наука: успех зависит не от случайных открытий ученых-«гигантов», а от кропотливой работы большого отряда ученых.

11—10. Функции целых организмов зависят от клеток. Современная клеточная теория является общепринятым представлением, основанным на фактах, многие из которых были объяснены Шлейденом и Шванном. Согласно клеточной теории, все животные и растения построены из структурных и функциональных единиц, называемых клетками, которые функционируют, с одной стороны, самостоятельно, а с другой — участвуют в жизнедеятельности всего организма. Но современные биологи идут дальше. Они часто обращаются к тому, что происходит на уровне индивидуальных клеток, независимо от того, имеют ли они дело с пищеварением человека или с процессом фотосинтеза дуба.

В самом деле, осуществление всех функций организмов начинается с процессов, протекающих внутри клетки, и зависит от структур, находящихся внутри клеток. В подавляющем большинстве жизнедеятельность организмов зависит от участия больших групп клеток, выполняющих одну и ту же функцию. Современные биологи обнаружили, что многие виды молекул (такие, как ДНК, белки, глюкоза и ферменты), видимо, являются

сами по себе независимыми системами, способными регулировать свою деятельность. Тем не менее эти молекулы синтезируются клетками и в своей основной массе существуют и функционируют внутри клеток. Жизнь любого организма зависит от жизнедеятельности его клеток и их взаимодействия между собой. Способность организма выживать и размножаться зависит от участия каждой клетки в регулировании ответных реакций целого организма.

В главе 8 мы узнали, что индивидуальные клетки служат основой для непрерывной смены одного поколения другим. Половые клетки (спермии и яйца) обеспечивают непрерывность видов от поколения к поколению благодаря наличию хромосом и ДНК. Оплодотворенная яйцеклетка развивается до многоклеточного организма благодаря осуществлению процесса митоза. Клетки, образовавшиеся в результате осуществления процесса митоза, затем дифференцируются на ткани и органы.

11—11. Клеточная теория иллюстрирует взаимосвязь фактов и идей. История формирования клеточной теории является хорошей иллюстрацией связи между идеями и наблюдениями в научных исследованиях. Ученые, пытавшиеся теоретизировать, выходя далеко за рамки своих эмпирических наблюдений, нередко заходили в тупик. Хотя, может быть, иногда ошибочные идеи лучше, чем совсем ничего, — по крайней мере они могут стать для других стимулом для размышлений над проблемой и постановки дальнейших опытов.

Клеточная теория, как и любое другое важное научное обобщение, связала уже известные факты друг с другом в стройную систему. Дальнейший прогресс происходил благодаря тому, что были поставлены совершенно новые вопросы, на которые в прошлом ученые не обращали внимания. Например, каким образом клетка добывает пищу? Каким образом оплодотворенная яйцеклетка развивается в организме, состоящем из различного вида клеток? Как меняются характерные для клеток параметры в потомстве в течение долгого периода времени? В последующих частях этой книги вы увидите, как современные биологи пытаются найти ответы на эти и многие другие вопросы, постановка которых была стимулирована клеточной теорией.

11—12. Новые инструменты привели к новым успехам. Дальнейшее совершенствование научной аппаратуры вместе с созданием принципиально новых инструментов исследования расширяет диапазон возможностей наших органов чувств. В главе 10 приведена схема строения клетки, которая по изобилию деталей довольно сильно отличается от схемы строения клетки, принятой биологами XIX века. За 100 прошедших лет прогресс наших знаний о строении клетки был весьма незначительным. Спустя несколько лет в короткий промежуток времени был сделан громадный скачок. Почему? Что произошло?

В 1930-х годах были изобретены два новых инструмента, которые были использованы для изучения клеточной структуры. Одним из них был электронный микроскоп, изобретенный В. Зворыкиным в США. В электронном микроскопе источником «света» служат электроны, а не световые лучи.

В электронном микроскопе нет объектива, как в обычном световом микроскопе. Вместо него пучок электронов, пройдя через объект, попадает на экран или фотопластинку, которую можно обработать обычным путем. Электронный микроскоп способен увеличивать отдельные части клеток в 100 000 раз. При таком увеличении видны самые мелкие детали внутри митохондрий и пластид. Рисунок

189

11—5. Лимфобласты мыши, культивируемые вне организма. (Электронная микрофотография $\times 10\,000$.) В центре клеток видны крупные ядра, в цитоплазме — многочисленные митохондрии и рибосомы.



11—5 показывает, какое большое количество деталей можно увидеть с помощью электронного микроскопа.

Вторым инструментом был фазово-контрастный микроскоп, изобретенный Фритцем Зернике из Нидерландов. Фазово-контрастный микроскоп (рис. 11—6) позволил увидеть деление хромосом в неокрашенных живых клетках. Клетки, изображенные на рисунке 11—7, были сфотографированы с помощью фазово-контрастного микроскопа.

11—13. Клеточная теория соответствует общей схеме. Клеточная теория и теория эволюции являются двумя фундаментальными обобщениями в биологии. Третьей важной теорией является генная теория, которая будет изложена в главе 17 и затем будет развита в следующей главе. Чрезвычайно важно то, что эти три теории используются для объяснения разных сторон физиологической деятельности высших растений и животных.

Основные предположения клеточной теории сводятся к следующему: во-первых, клетка — это основная единица структуры и функции многоклеточного организма. Во-вторых, природа клеточного деления служит физической основой генетической непрерывности между родительскими клетками и клетками их потомства. Клеточная теория дает логическое объяснение того, каким образом многоклеточные организмы могут развиваться из одноклеточных форм. В предыдущей главе подчеркивалось, что основные процессы — брожение, дыхание, фотосинтез и хромосомное удвоение — идут внутри клеток. Согласно клеточной

теории, эти процессы идут в клетках независимо от того, являются ли клетки одноклеточными организмами или они — часть многоклеточного организма. Другими словами, жизнь многоклеточного организма зависит от жизнедеятельности отдельных клеток. В следующей главе будут обсуждаться некоторые проблемы, возникающие в случае, когда имеется большое количество связанных друг с другом клеток.

● *Клеточная теория постоянно совершенствовалась со времен Шлейдена и Шванна. Наши знания о строении клетки расширялись по мере появления новых, более совершенных приборов. Наблюдать процесс митоза, при котором происходит удвоение ядра, стало возможно благодаря использованию анилиновых красителей и усовершенствованию линз. Жизнедеятельность организма зависит от его клеток, хотя каждая клетка ведет свою собственную, независимую жизнь. Непрерывность жизни обеспечивается специализированными половыми клетками. Электронный и фазово-контрастный микроскопы позволили биологам, химикам и физикам изучать отдельные детали клеток, о которых раньше человек не имел представления.*

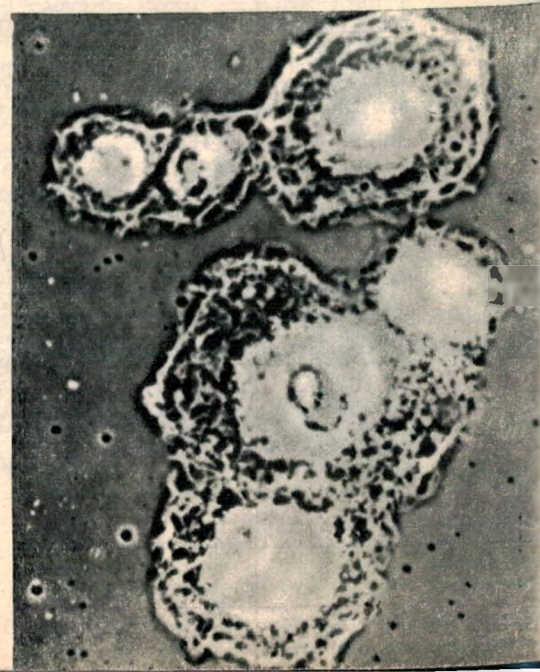
◆ Проверьте себя

1. Объясните вкратце значение каждого из приведенных ниже терминов: митоз; хроматическая линза; анилиновые красители; сложный микроскоп; цитоплазма; факты и идеи; методика; электронный микроскоп. 2. Исходя из того, что

170



11—6. Фазово-контрастный микроскоп.



11—7. Клетки раковой опухоли крысы.

вы уже знаете в биологии, попытайтесь объяснить, почему клеточная теория вместе с теорией эволюции образует более общую схему идей, чем каждая из них в отдельности.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Развитие клеточной теории является яркой иллюстрацией взаимосвязи фактов и идей. На первом этапе ученые накапливали факты, касающиеся клеток, с помощью примитивных микроскопов. Средний период развития клеточной теории характеризуется не только наблюдениями, но и попытками ученых обобщить

накопленные наблюдения. Этот период завершился работой Шлейдена и Шванна и формулированием клеточной теории: все растения и животные состоят из клеток.

С тех пор клеточная теория совершенствовалась и расширялась. С ее помощью было объяснено множество фактов. Дальнейшее совершенствование зависит от создания еще лучших приборов исследования. Сегодня клеточная теория является общепринятой теорией биологии. Вместе с теорией эволюции и генетической теорией клеточная теория является частью основы биологии.

Биологическая тема

История биологических концепций

Концепции создаются человеком, и потому история концепции — это история людей и их идей. Это значит, что наука является целенаправленной деятельностью и частью культурного наследия человека. Современные научные концепции имеют свои истоки в трудах блестящих философов-натуралистов XVI и XVII веков. Они основаны на наблюдениях окружающего нас реального мира. Первыми, кто продемонстрировал такой подход при изучении живых существ, были ранние биологи — Везалий, Гарвей и Левенгук. Однако изучение живых существ носило разрозненный характер, пока не была создана теория эволюции и не были заложены основы клеточной теории и генной теории наследственности. Так же как и в любой другой области человеческой деятельности, история биологии — это история создания обобщающих концепций из небольших, казалось бы, не связанных идей и фактов.

Сама история биологии служит предостережением тем, кто считает, что дорога к Науке усыпана цветами. Достаточно только взглянуть на историю гипотез, начиная со времен Дарвина и кончая вторичным открытием теории Менделя, чтобы стало ясно, как тернист путь науки. Достаточно только взглянуть на генную теорию наследственности и ее влияние на теорию эволюции, чтобы понять, как много нужно собрать фактов, прежде чем старые и новые сведения могли стать основой для обобщенной концепции.



Гигантская секвойя — символический представитель сложных многоклеточных организмов. Это результат длинной серии эволюционных преобразований, но, подобно всем другим организмам, он стоит перед лицом возможного вымирания в результате изменений среды.

172



Многоклеточные организмы

Мы использовали гетеротрофную гипотезу как наиболее подходящее объяснение зарождения жизни. Современная клетка — это удивительно сложная структура, в которой осуществляются различные процессы жизнедеятельности. Несмотря на то что первые живые клетки появились миллионы лет назад, некоторые одноклеточные предки этих первых клеток существуют до сих пор. Клетки хламидомонады, например, добывают необходимые для жизни вещества из воды, в которой живут. Они поглощают световую энергию и осуществляют фотосинтез, синтезируют белки и нуклеиновые кислоты, размножаются. Действительно, клетки хламидомонады делают все то, что должны делать живые существа для того, чтобы выжить. Несмотря на то что клетки хламидомонады можно встретить почти в любом водоеме, большинство из нас не знает о существовании их и тысяч других одноклеточных организмов на земле. Мы гораздо больше верим в существование крупных организмов, каждый из которых состоит из миллионов клеток. Есть ли какая-нибудь связь между этими первыми клетками, существовавшими миллионы лет тому назад, и современными многоклеточными животными и растениями? Имеется ли какое-либо преимущество в том, что они многоклеточные?

Конкуренция и кооперация

12—1. Скопления клеток. Если вы соедините атомы вместе, то получите молекулы; если вы соедините вместе простые молекулы, то получите более сложные молекулы. Конечно, для образования сложных молекул из простых требуется некоторая энергия, но при этом сложные молекулы могут приобретать специфические и отличные друг от друга свойства. Мы не можем предсказать свойства соединения, исходя из свойств тех элементов, из которых оно состоит. Например, соединенные определенным образом нуклеотиды образуют нуклеиновые кислоты, но кто взялся бы предсказать удивительные свойства ДНК, исходя из свойств нуклеотидов?

Каждая последующая эволюционная ступень из тех, о которых говорилось в главах о происхождении жизни, была результатом постепенного усложнения структуры: атомы, молекулы, скопления молекул и, наконец, клетки. Каждая ступень знаменовалась появлением структуры, способной совершить что-то такое, что не могли сделать ее более простые составные части.

В конечном итоге определенная упорядоченность составных частей могла быть названа живой. Аналогичный принцип усложнения организации может быть применен к самим клеткам, а также к мельчайшим составным частям, из которых они состоят.

Для того чтобы понять, какие преимущества имеют многоклеточные организмы перед одноклеточными, мы рассмотрим строение вольвокса (*Volvox*) — одного из простейших и наиболее примитивных многоклеточных организмов. В большом количестве можно встретить вольвокс в прудах (обычно весной и ранним летом). Это организм, или «колония», имеющая форму полой сферы, в которой содержится от нескольких сотен до нескольких десятков тысяч клеток. Колония состоит из клеток, которые в основном очень похожи на клетки хламидомонады. У каждой клетки два жгутика, хлоропласт в форме чашки, глазное пятно, ядро и цитоплазма. Толстый желеобразный слой, окружающий клетку, отделяет ее от соседних. Поэтому оболочка, окружающая колонию клеток вольвокса, под микроскопом видна в виде желеоб-

разной сферы, в которую вкраплены отдельные клетки. Из каждой клетки над желеобразным слоем выступают два жгутика (рис. 12—1).

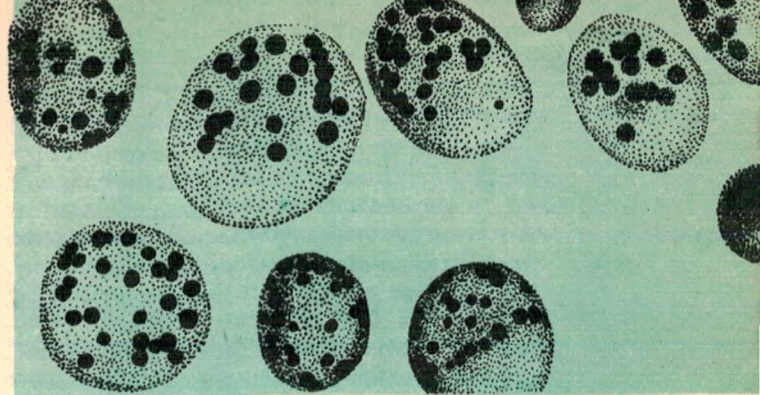
Преимущество многоклеточного организма состоит в том, что у него больше возможностей выжить в случае неблагоприятных обстоятельств. Если клеточную стенку и мембрану клетки хламидомонады проткнуть, то это приведет к ее гибели. Но если проткнуть одну клетку в колонии вольвокса, то погибает только эта клетка, а остальная колония продолжает жить.

Таким образом, мы можем сказать, что организм, состоящий из большого числа клеток, похож на лодку, имеющую водонепроницаемые отсеки: и в том и в другом случае больше гарантий от непредвиденных ситуаций.

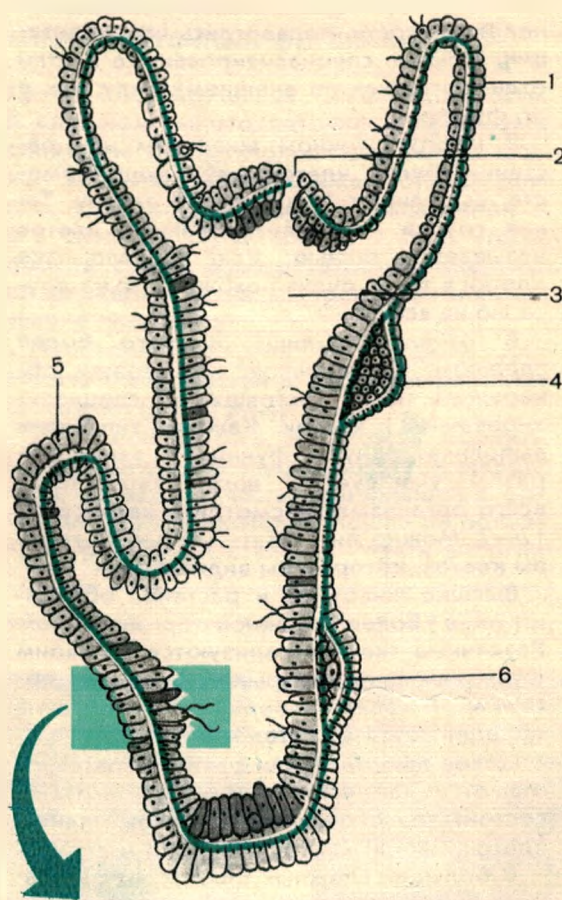
При сильном увеличении можно видеть, что все клетки в колонии соединены друг с другом очень тонкой ниткой. Кроме того, если внимательно приглядеться к отдельным клеткам, то видно, что некоторые клетки выглядят крупнее остальных. По мере своего движения в воде вольвокс вращается вокруг одного из своих полюсов вращения, направленного прямо по линии движения. Видимо, по этой причине колония имеет передний и задний концы. Большая часть сосредоточена сзади. Такая организация предусматривает значительную координацию, так как если бы все клетки двигали своими жгутиками случайно, то в результате происходило бы беспорядочное движение.

Таким образом, колония движется в воде благодаря согласованному движению жгутиков отдельных клеток.

Несколько самых больших клеток находятся обычно в заднем конце плывущей колонии вольвокса. Внешне эти клетки отличаются от остальных только размером. Однако, кроме этого, они имеют иную функцию, так как могут участвовать в размножении вольвокса.



12—1. Зеленая водоросль *Volvox* — полый шар из клеток, которые обладают очень малой степенью клеточной специализации. Возможно, этот организм представляет собой одну из стадий эволюции многоклеточных животных.



173

12—2. Продольное сечение гидры позволяет увидеть несколько специализированных клеток: 1 — щупальце; 2 — рот; 3 — пищеварительная полость; 4 — мужской репродуктивный орган; 5 — вырост на теле гидры (почкование); 6 — женский репродуктивный орган; 7 — стрекательная клетка; 8 — мышечная клетка; 9 — промежуточная клетка; 10 — жгутиковая клетка; 11 — чувствующая клетка; 12 — нервная клетка.



12—2. Разделение труда. Во всех более или менее сложных многоклеточных организмах существует множество различных типов клеток. Во всех клетках протекают нормальные процессы жизнедеятельности, например накопление веществ и синтез ферментов.

Однако в большинстве случаев каждый тип клетки, кроме своей нормальной жизнедеятельности, выполняет специальную работу. Например, некоторые клетки могли специализироваться по проведению электрических импульсов, другие могли выработать способность к синтезу огромного количества определенного химического соединения. Клетки, выполняющие специальную работу сверх своей основной функции — поддержания жизнедеятельности, подверглись **специализации**. Обычно специализированные клетки отличаются как по внешнему виду, так и по функции.

В многоклеточном животном или растении группы клеток, работающих вместе, выполняют специальную задачу. Такая группа специализированных клеток называется **тканью**. Как правило, все клетки в ткани очень похожи друг на друга, но не всегда.

В организме лишь немного более сложном, чем вольвокс, мы можем обнаружить ткани, состоящие из специализированных клеток. Каждый тип ткани выполняет одну из функций и таким образом участвует в жизнедеятельности всего организма. Посмотрите на рисунок 12—2. Можно ли назвать тканью те группы клеток, которые вы видите?

Высшие животные и растения обладают еще более сложной организацией. Различные ткани организуются по своим функциям в структуры, называемые **органами**. В свою очередь группы органов объединяются в **системы органов**.

Целое животное или растение рассматривается как система органов, которая состоит из отдельных органов, тканей, клеток, частей клеток, молекул и атомов.

В больших сложных структурах запасается больше энергии, чем в атомах и маленьких молекулах. Чтобы из отдельных несвязанных частей получить упорядоченную структуру, необходимо затратить энергию. Если это так, то, естественно, напрашиваются вопросы: откуда появилось высокоорганизованное живое существо? Обладает ли упорядоченная система кле-

ток и тканей каким-либо преимуществом, которое бы стоило того, чтобы на ее создание тратилось больше энергии? Имеется ли какое-либо преимущество в выживаемости многоклеточного организма по сравнению с одноклеточным? На эти вопросы нелегко ответить сразу, так как они затрагивают очень большой круг явлений.

В специализации имеются свои преимущества. Определенного рода работы могут быть выполнены более эффективно одной группой клеток, выполняющих только этот вид работы. Например, некоторые клетки могут переваривать достаточное количество пищи для себя и для всех других клеток. Другая группа клеток может защищать себя и другие клетки от воздействия вредных факторов. До тех пор пока существует упорядоченность кооперирующихся клеток и тканей, они выполняют все необходимые процессы жизнедеятельности. Эта работа совершается с меньшей затратой энергии, чем в том случае, если то же самое число клеток функционировало бы по отдельности (рис. 12—3).

Менее очевидным преимуществом сложной организации является ее большая способность выжить в осложненных условиях. Например, если имеется пища только в виде больших кусков, то жвачному животному гораздо легче выжить, чем одиночной клетке, которая не может расщеплять большие куски на мелкие. Или, с другой стороны, если имеется неограниченное количество необходимого для жизни вещества, то одноклеточные организмы будут вступать в соревнование друг с другом. Однако то же количество клеток может кооперироваться и, таким образом, лучше использовать то же количество материала.

Благодаря поверхностно-объемным взаимосвязям, описанным в главе 7, только многоклеточные организмы могут иметь очень большие размеры. Но большая величина не всегда является преимуществом. Например, даже у таких больших животных, как слоны, есть враги.

Но у специализации тоже есть недостатки. Одноклеточный организм обеспечивает себя питанием, синтезирует необходимые химические соединения, защищает себя, часто воспроизводит сам себя и регулирует свою жизнедеятельность.

Специализированная клетка чаще всего выполняет только одну из этих функций, другие работы должны осуществляться клетками с иной специализацией. Разрушение клеток одного типа ткани может привести к смерти организма, даже если все другие клетки остаются нормальными.

Вообще говоря, чем более специализированными становились части животных и растений, тем более они становились уязвимыми и менее способными приспосабливаться к изменению окружающей среды. К счастью, сложные животные и растения сохраняют резерв относительно неспециализированных клеток, которые могли бы выполнять какую-либо из необходимых работ в экстренных случаях. Например, некоторые животные клетки могут изменять свою функцию, образуя рубцевую ткань, а клетки стеблей некоторых растений могут начать интенсивно расти и образовывать новые (придаточные) корни.

● Большая часть известных нам организмов представляет собой упорядоченную систему, состоящую из множества клеток. Клетки функционируют, не вступая в конкуренцию друг с другом. Кооперация позволяет им выжить в тех ситуациях, в которых одиночные клетки не выживают. У более сложных животных и растений клетки организованы в ткани, ткани в органы, а органы в систему органов. Каждая ткань, орган и система органов специализируются

для выполнения определенного вида работы организма. Специализированные клетки теряют свою гибкость, но организм может стать гибким быстрее, чем одиночная клетка. Организацию сложного многоклеточного организма можно сравнить с человеческим обществом.

◆ Проверьте себя

1. Приведите примеры, которые бы иллюстрировали уровень сложности одноклеточных организмов.
2. Каким совершенно очевидным преимуществом обладает многоклеточный организм типа вольвокса?
3. Что указывает на координационную активность клеток в колонии вольвокса?
4. Что такое специализация? Приведите пример.

Сложный многоклеточный организм

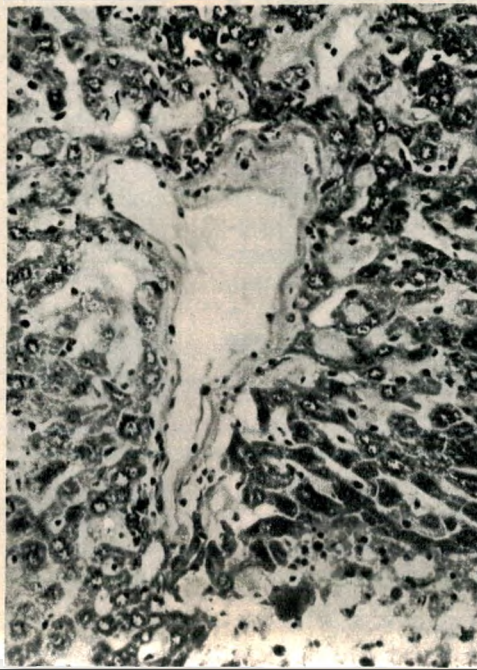
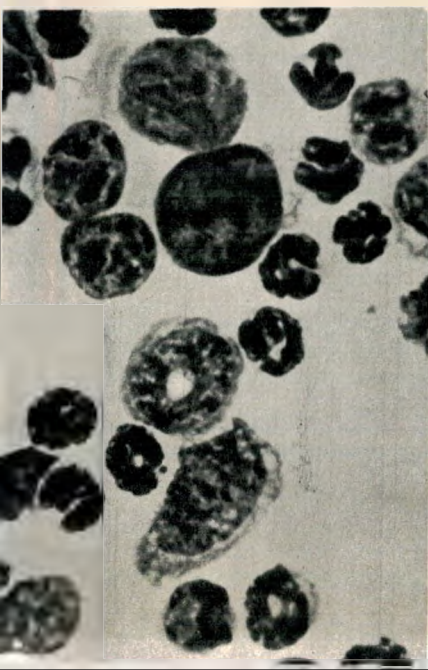
12—3. Энергетическая эффективность. В сложном многоклеточном организме основным «продуктом потребления» служит энергия. Организм имеет определенное количество энергии, запасенной в его сложной структуре. Для того чтобы добыть сырье, нужно затратить энергию на движение, активный транспорт и химические процессы.

Некоторая энергия необходима для поддержания частей в хорошем рабочем состоянии (рис. 12—4).

В конечном итоге, мы можем оценить коэффициент полезного действия животного, то есть ту часть поступившей в организм энергии, которая пошла на полезную работу. Остальная часть энергии

175

12—3. Фотографии нескольких специализированных клеток: с л е в а — костный мозг; в ц е н т р е — печень; с п р а в а — поперечно-полосатая мышца.





12—4. Некоторые важные направления использования энергии в многоклеточных организмах.

тратится впустую. Живой организм постоянно конкурирует с другими организмами. В трудных условиях тот организм, который использует энергию более эффективно, выживает и продолжает свой вид.

12—4. Жизнь на суше. По-видимому, жизнь на суше не вызывает особых трудностей. Люди и огромное количество наземных животных и растений претерпели так много эволюционных изменений, что теперь они могут жить только на суше. Мы можем только выдвигать гипотезы о том, как и когда вышли из океанов на сушу первые организмы.

Представьте себе на минуту одиночную клетку, живущую в океане. Клетка имеет мембрану, окружающую раствор (воду, содержащую растворенные сахара, аминокислоты, соли и другие материалы).

Морская вода, например, является солевым раствором. Осмотическое давление воды не очень большое, и потому клетка бывает постоянно одного и того же размера. Если клетку помещали в воду, почти не содержащую соли, то вода начинала двигаться внутрь клетки через клеточную мембрану, и клетка раздувалась до тех пор, пока была способна осуществлять активный транспорт. Таким образом, первые клетки, о которых говорилось в главе 5, имевшие простую мембрану, не способную осуществлять активный транспорт, вероятно, имели меньше возможностей выжить в любом другом месте океана. В воде, где концентрация соли флуктуирует (например, во время прилива в прибрежной полосе или вблизи устьев рек), естественный отбор отдал предпочтение тем клет-

кам, которые обладали способностью осуществлять активный транспорт или какой-либо другой способ поддержания постоянного количества воды внутри клетки.

Если клетка находилась на воздухе, то вода испарялась и создавались те же условия, что и при помещении клетки в очень концентрированный раствор соли. Вода будет выходить из клетки до тех пор, пока она не погибнет.

Современные наземные животные и растения имеют специальные приспособления для борьбы с потерей воды. Возможны два способа: либо уменьшение скорости испарения, либо восполнение количества воды с такой же скоростью, как при вытекании. Для большинства организмов характерны оба способа. Высшие животные покрыты водонепроницаемой кожей и должны пить пригодную воду. Исключение составляют несколько пустынных животных, которые восстанавливают утраченную воду за счет получаемой с пищей или благодаря процессам клеточного дыхания.

У высших растений несколько иная проблема. Одним из основных сырьевых материалов у них является углекислый газ воздуха. Почти любая структура, которая позволила бы углекислому газу проникнуть, также позволила бы воде испариться. Подробней эта проблема будет рассматриваться в главе 19.

На суше окружающая среда чрезвычайно изменчива. Изменяется температура, световая интенсивность, влажность, сила и направление ветра. Контролировать содержание воды трудно не только потому, что вода испаряется, но и потому, что количество испаряемой воды время

от времени меняется. Кроме того, если мы внимательно изучим содержание воды у высших животных, то обнаружим, что содержание воды внутри организма весьма постоянно. Около ста лет назад французский медик Клод Бернар ввел понятие о внутренней среде, изолированной от внешних условий, у высших животных. Он понял, что внутренняя среда играет большую роль в жизнедеятельности животных. Например, вода, пища, продукты метаболизма постоянно поступают или выводятся из организма, поддерживая сбалансированный химический состав. У млекопитающих и птиц регулируется даже температура. Таким образом, большинство индивидуальных клеток животного функционируют в идеальных условиях, независимо от каких-либо изменений, происходящих в окружающей среде.

Объяснение этим фактам вы найдете в следующих главах.

В ограниченных пределах внутренняя среда наземных растений также регулируется. Например, те части растений, которые находятся на воздухе, имеют водонепроницаемую оболочку, которая поддерживает на более устойчивом уровне содержащуюся воду, в зависимости от влажности воздуха снаружи. Так как растения смогли выжить при менее точном контроле, то внутренние колебания у растений обычно выше, чем у животных.

12—5. Структура и функция. Какова форма деревьев? Птицы? Рыбы? Какого рода работу выполняет растение или животное? Какова связь между структурой и функцией, которую она выполняет?

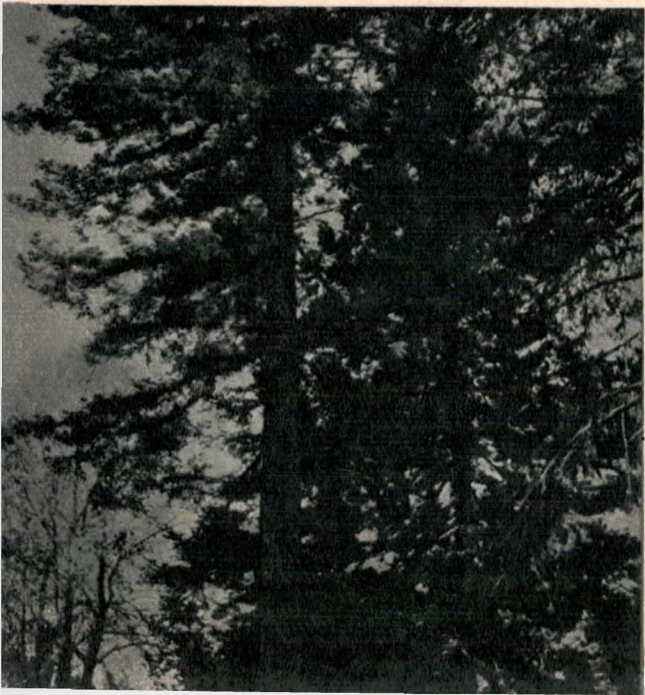
Вы знаете, что естественный отбор отдает предпочтение тем вариациям и мутациям, которые полезны. Любая форма или структура, которая плохо функционирует, со временем исчезает. Вы уже познакомились с некоторыми примерами функциональной конструкции организмов и их частями. В дальнейшем вы встретитесь с еще большим числом примеров. Сейчас же давайте рассмотрим только форму тела растения и животного.

Так как растение само синтезирует органические соединения путем фотосинтеза, то оно выживает, если в окружающей среде будут световая энергия, вода, минеральные соли и углекислый газ. Чем больше поверхностной площади находится в контакте с окружающей средой, тем лучше растение может поглощать небольшие молекулы и лучистую энергию. Широкие мясистые листья и хорошо развитая ветвистая система были бы почти идеальной структурой организма. На воздухе вода быстро испаряется с поверхности листьев, а восстанавливается за счет воды, которая поглощается через поверхность корневой системы.

Форма растения складывается в результате его роста (рис. 12—5). Кончик

177

12—5. Почему формы и размеры деревьев различны? Если бы их листья были ближе к земле, перед ними бы не стояла проблема подъема воды на такие большие высоты. Форма и структура организмов должны быть связаны с их функцией и обеспечивать выживание.



любой ветки и корня растения непрерывно растет, по крайней мере в течение благоприятных сезонов года. По мере того как растение становится больше и, таким образом, поверхность, через которую может поглощаться энергия и вещество, увеличивается, форма растения не меняется. Форма и рост дают дополнительное преимущество многоклеточным растениям: если часть растения станет пищей для каких-либо животных, то растение все же может выжить и дать рост новым веткам и листьям. Таким образом, развитая ветвистость, рост, фотосинтетическая система хорошо приспособлены для жизни на суше.

У животных несколько иные требования. Они не могут использовать световую энергию для синтеза пищи. Напротив, животное зависит от фотосинтезирующих растений, которые оно использует в пищу. Поэтому животное должно передвигаться в поисках пищи и воды. Так как в пищу многих животных входит и мясо, то некоторые животные должны избегать опасности стать пищей. Крупные размеры, тучность — это признаки, вероятно, неблагоприятные для животных. Обычная форма животного — это модифицированный цилиндр с многочисленными отверстиями и придатками. Эта форма компактна, подвижна и обладает минимальной поверхностью для потери воды (рис. 12—6 и 12—7).

12—6. Трехпалый ленивец. Это необычное животное проводит большую часть своей жизни на ветвях деревьев. Ленивец передвигается медленно и питается листьями ветвей, на которых висит.

● Так как энергия является наиболее ценным «предметом потребления» организма, она не должна тратиться впустую. Выжить на суше трудно потому, что очень трудно получить воду и вследствие того, что условия окружающей среды подвергаются большим колебаниям.

Организмы регулируют свою внутреннюю среду. Растения поглощают небольшие молекулы и используют световую энергию с помощью большой поверхности, находящейся в контакте с окружающей средой. Несмотря на то что животные поедают растения, последние выживают благодаря росту новых частей. Животное же все несет в себе, на нем не должно быть ничего лишнего.

Компактная, почти цилиндрическая форма животного — самая рациональная для жизни на суше.

◆ Проверьте себя

1. Какую характерную трудность испытывает дерево в отношении консервирования воды? 2. Каковы некоторые из факторов, усложняющие условия жизни на суше? 3. Что предположил Клод Бернар в отношении внутренней среды животного? 4. Для каких форм жизнедеятельности организмов необходима энергия? 5. Осуществляется ли в организме какой-либо процесс жизнедеятельности, который не требует затраты энергии? 6. Почему животному необходима более сложная контрольная система, чем растению? 7. Почему процесс размножения у многоклеточных организмов сложнее, чем у одноклеточных?

12—7. Горный козел обитает на крутых безлесных скалах и каменных осыпях, кормится на травянистых лужайках, альпийских лугах.



Проблемы сложности — некоторые примеры

12—6. Размножение и развитие. Одна клетка может превратиться в две клетки благодаря митозу. Но каким образом из одной лошади получаются две?

Подробно размножение и развитие описываются в главах 13 и 14. Нам хочется только подчеркнуть здесь тот факт, что этот процесс становится трудным, когда родительский организм является сложным и многоклеточным организмом. Короче, любой новый организм создается из существующих организмов и обычно из какой-то маленькой части родителя. Сложные многоклеточные животные и растения обладают особыми органами размножения или системой органов для воспроизведения новых организмов — точно так же, как они обладают органами для осуществления других видов работы.

В организме животного вырабатывается небольшой особый комочек живого материала, который в будущем может стать новым организмом. Этот материал, как правило, размером с одиночную клетку, обычно абсолютно не похож на животное или растение, которым он может стать. Но из него могут развиваться все специализированные структуры и организация взрослого индивидуума. Рост и развитие этого материала включает клеточное деление, которое обычно следует за увеличением объема клеток. По мере того как количество клеток увеличивается, некоторые клетки начинают специализироваться, т. е. они развиваются в ткани, которые будут выполнять специальные работы. Превращение в различные специализированные части называется **дифференцировкой**.

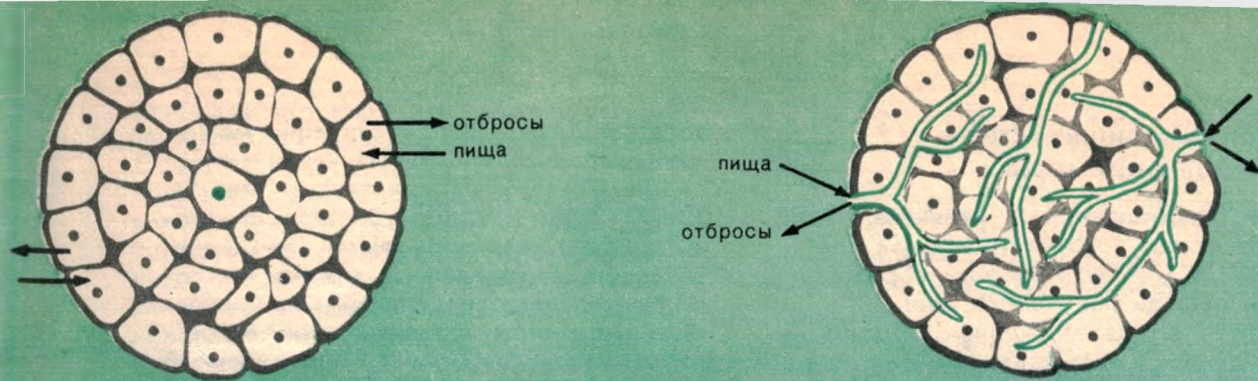
Даже в таком простом организме, как вольвокс, мы уже столкнулись с некоторой дифференциацией. В течение короткого промежутка времени несколько клеток становятся не похожими на других. В более сложном многоклеточном организме процесс дифференциации происходит несколько дольше. Одним из наиболее волнующих, еще до сих пор не решенных вопросов в биологии является вопрос о механизме процессов дифференциации, который в конечном счете приводит к формированию чрезвычайно сложного взрослого организма. Сходст-

во в процессах дифференциации можно даже использовать при изучении эволюционных связей, как показано в главе 14.

12—7. Сырье и отходы. Все живые клетки требуют для нормальной жизнедеятельности определенных химических соединений. Виды соединений и их количество меняются в зависимости от типа клеток, но существует определенный минимум, который должен быть удовлетворен. Многоклеточный организм представляет собой группу клеток, находящихся в меньшем объеме, чем то же количество индивидуальных клеток. Одной из проблем сложности является адекватное снабжение каждой клетки необходимыми материалами. Не следует удивляться тому, что многоклеточные организмы обладают специализированными структурами, ответственными за добычу материалов из окружающей среды и распределение их по клеткам.

Одноклеточный организм может без особого труда поглотить достаточное количество какого-либо минерального элемента из окружающей воды. С другой стороны, многоклеточный организм может иметь специализированные органы, способные поглощать большие объемы воды для накопления достаточных количеств того же минерального элемента, чтобы обеспечить все клетки. Хотя световая энергия — это не химическое соединение, ее можно использовать, чтобы проиллюстрировать аналогичную проблему. Одиночная клетка хламидомонады может вся целиком находиться на свету. Если мы представим себе другие зеленые клетки, находящиеся в сфере размером с баскетбольный мяч, то некоторые клетки, по-видимому, всегда будут в тени других.

Другим примером специализации служит выделение отходов. Различные виды продуктов отхода, т. е. химические соединения, которые не могут быть использованы клеткой, вероятно, являются продуктом метаболизма клетки. Некоторые отходы, особенно у животных, очень ядовиты даже в малых количествах. Чем больше клеток в объеме, тем выше концентрация отходов. Таким образом, у любого высшего организма, у которого выведение продуктов метаболизма является проблемой, имеется некоторая специализированная система для выведения этих отходов.



12—8. Основная проблема для многоклеточных организмов — как поддержать жизнь клеток, удаленных от источника питания. Слева — ПРОБЛЕМА: «внутренние клетки» не контактируют с окружающей средой. Справа — РЕШЕНИЕ: окружающая среда должна быть доставлена «внутрь». Это функция транспортной системы.

180

12—8. Распределение веществ. Добыча пригодных для употребления в пищу веществ — это одна проблема, распределение этих веществ по отдельным клеткам — другая. Дерево — это сложное многоклеточное растение со специализированными тканями и органами. В зеленых листьях, использующих световую энергию, углекислый газ и воду, происходит фотосинтез. Так как в атмосфере содержится небольшое количество воды, то единственно вполне надежным источником воды для растений может быть почва, несмотря даже на то, что корни и листья могут находиться на расстоянии нескольких метров друг от друга. Поэтому важную часть в структуре растений занимает система транспорта воды от корней к листьям. В отношении пищевых веществ картина обратная: корни зависят от листьев, поэтому, кроме системы транспорта воды, важное место в структуре растений занимает система транспорта материалов, переносимых из одной части растения в другую.

У животных транспортные системы устроены еще сложнее. Компактная форма и небольшая поверхность тела означают, что в прямом контакте с наружной средой находится небольшое количество клеток. Большая часть клеток находится внутри. Так как мускульное движение, работа нервной системы и активный транспорт веществ требуют затраты большого количества энергии, то у животных обычно очень высокая скорость выхода энергии в процессе метаболизма. Для поддержания этой высокой метаболической активности клеткам должны поставляться в большом количестве сахар и кислород (рис. 12—8).

У животных пища поступает из окружающей среды через единственное отверстие — рот, откуда она проходит затем в пищеварительную систему. Кислород поступает в организм только через поверхность легких или аналогичных органов. Выстилающий слой пищеварительной системы и поверхность легких находятся довольно далеко от многих активно метаболизирующих клеток. Поэтому животные должны иметь какую-то систему, которая обеспечила бы перенос веществ к тем участкам, где они необходимы.

Мы уже говорили, что в процессе жизнедеятельности клеток образуются продукты обмена. Образование этих продуктов обмена регулируется многими системами органов. В организме животного должна также существовать система для транспорта этих веществ.

12—9. Интеграция процессов жизнедеятельности. У сложных животных или растений в организме одновременно протекает огромное количество различных процессов жизнедеятельности. При этом наблюдается регуляция и координация этих процессов. Под контролем и регуляцией понимается способность организма высшего животного сохранять относительное постоянство внутренней среды при значительных изменениях окружающих условий. Постоянство внутренней среды создает почти идеальные условия для всех клеток организма.

В организмах сложных животных контролирующая система регулирует не только температуру, но и концентрацию глюкозы, различных солей, количество кислорода и количество продуктов метаболизма.

Любое изменение в окружающей среде или в процессе жизнедеятельности животного обязательно регулируется с помощью всех этих автоматических контрольных систем. «Пульт управления» в организме, вероятно, очень сложен.

Регуляция систем органов в конечном итоге сводится к созданию оптимальных условий для существования организма. В таком элементарном акте, как движение человека, участвуют десятки мышц. Другим примером может быть процесс пищеварения, в котором должно участвовать несколько ферментов. Все происходящее в организме процессы протекают в строго определенной последовательности и взаимосвязанности друг с другом. Регуляция и взаимосвязь систем органов может быть названа **интеграцией**. При интеграции отдельные части объединяются в одну координированную единицу, у которой имеется гораздо больше возможностей выжить. У растений интеграция выражена не так ярко, как у животных.

12—10. Полифункциональные системы. Возможно, вы когда-нибудь видели аппарат, способный передвигаться и по земле, и в воздухе. Ясно, что такой аппарат обладает большими преимуществами по сравнению с другими видами транспорта, поскольку он служит двум целям. Сама идея создания аппаратов подобного типа весьма перспективна.

Живые организмы являются весьма успешно функционирующими многофункциональными системами. Главным «архитектором» в этой работе был естественный отбор. Во всех случаях, когда орган или система органов одновременно может выполнять несколько функций, экономятся энергия и вещество. Например, как мы уже видели, деревья могут осуществлять фотосинтез эффективнее тогда, когда листья находятся на свету и в воздухе, а также при условии обеспечения соответствующего транспорта воды от корней к листьям. В основном оств дерева, на котором растут листья, состоит из толстостенных полых клеток, проводящих воду.

Другим примером многофункциональной системы является кровеносная система животных, состоящая из сердца, кровеносных сосудов и крови. Эта же система занимается доставкой глюкозы и других питательных веществ к клеткам.

Кроме того, она переносит кислород и продукты обмена, помогает регулировать температуру, переносит гормоны, которые координируют деятельность других органов, и помогает бороться с болезнями.

● *Сложные организмы сталкиваются с рядом проблем, которых нет у одноклеточных организмов. Самым сложным является размножение и развитие нового организма. Накопление необходимых материалов и их распределение не может быть обеспечено только диффузией. Одна из основных проблем заключается в том, что все специализированные ткани, органы и системы органов должны согласованно работать для обеспечения жизнедеятельности целого организма. Сложные многоклеточные животные и растения обладают некоторыми весьма эффективными структурами, включая и такие, которые служат более чем одной цели.*

◆ Проверьте себя

1. Какие системы развились в многоклеточных организмах как средство самосохранения? 2. Каким образом многофункциональные системы сохраняют энергию для организма? Приведите примеры. 3. Чем отличается размножение многоклеточных организмов от одноклеточных организмов? 4. Почему организм должен выделять некоторые конечные продукты обмена? 5. Что может иллюстрировать высокую степень координации и контроля у животных?

181

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

У клеток, стремившихся кооперироваться, а не конкурировать, было больше возможностей выжить. Самая высокая степень единства достигается тогда, когда есть какая-либо специализация, т. е. работа организма распределяется между его различными частями. В многоклеточных организмах специализация настолько сложная, что основные кооперирующиеся части сами являются сложно организованными структурами — системами органов. Системы органов могут быть разделены на отдельные органы, каждый из которых представляет собой упорядоченную структуру группы тканей. И, наконец, ткань — это группа специализированных клеток, работающих над выполнением одной задачи.

Специализированные структуры могут выполнять такую работу, которая не под силу одиночным клеткам. Это относится и к выполнению простых задач, осуществляемых с наибольшей эффективностью и с наименьшей затратой энергии, причем каждая часть при переходе организма в другое состояние затрачивает небольшое усилие.

Большая часть известных сложных животных и растений обитает на суше, несмотря на то что выжить тут труднее. Все наземные организмы обладают специализированными механизмами для получения и консервирования воды. Очень часто условия внутри организма сильно отличаются от внешних условий.

У всех сложных организмов структура тела соответствует функциям, выполняемым организмом. Растения питаются небольшими молекулами, находящимися в воздухе или в почве. Эти небольшие молекулы, как и световая энергия, поглощаются большой поверхностью растения. Высшие животные потребляют более сложные питательные вещества. Поэтому форма тела животных более ком-

пактна и поверхность его невелика. Усложнение организации дает определенные преимущества, но вместе с тем ставит новые проблемы. В структурах многоклеточных организмов, с одной стороны, запасается больше энергии, но, с другой стороны, усложняется дифференциация специализированных частей. Перенос веществ внутри организма требует наличия хорошо развитой проводящей системы. Отдельные клетки становятся зависимыми от остальных клеток. Состояние всего организма зависит от правильного функционирования всех его частей. Интеграция отдельных частей и процессов жизнедеятельности является важным этапом в эволюции живых форм.

Задание. Подсчитайте приблизительно площадь листа. Определите, можно ли его считать средним листом. Определите так же, сколько у него устьиц. Оцените число листьев на дереве и отсюда подсчитайте общую площадь поверхности листьев и общее число устьиц. Попробуйте подсчитать количество воды, которое дерево теряет в день.



Процессы размножения и развития являются одной из центральных проблем в биологии.

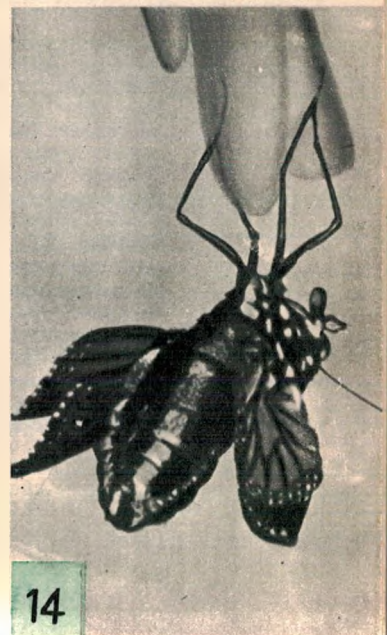


13

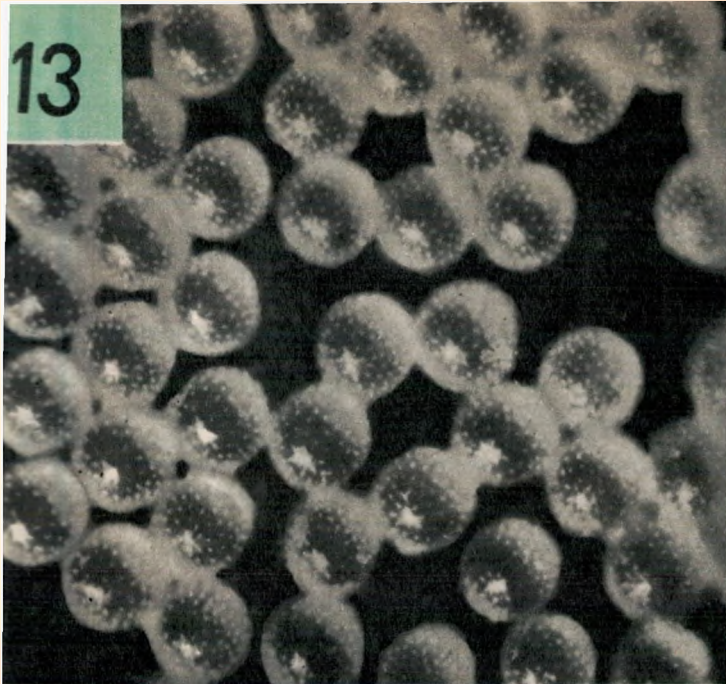
ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ: НОВЫЕ ИНДИВИДУУМЫ

Жизнь развивалась в течение многих миллионов лет от относительно простых систем до более сложных уровней организации. Эволюция в направлении усложнения организации была в основном обусловлена способностью к размножению, которая является отличительной чертой всех живых существ. Способность данного вида размножаться застраховывает его от вымирания. Размножение одиночных клеток — относительно несложный процесс по сравнению с проблемами, связанными с размножением многоклеточных организмов.



14



Пыльцевые зерна тыквы, увеличенные в 170 раз. Они содержат мужские половые клетки и образуют специальные органы в цветке.

184

*

Размножение

Функция системы размножения отличается от функций других систем живых существ тем, что она стоит на страже сохранения вида. Отдельные части половой системы или даже вся система может быть удалена, и все же индивидуум в дальнейшем может сохранять нормальное состояние здоровья. Однако если вдруг репродуктивная система перестанет функционировать у всех членов данного вида, то вид неминуемо должен вымереть. Короче, функция размножения состоит в сохранении всего вида, а не отдельных индивидуумов.

Благодаря естественному отбору в течение многих миллионов лет выработались различные способы размножения. В этой главе вы познакомитесь с некоторыми основными способами полового размножения — от простейших до наиболее сложных систем.

Важные процессы, связанные с размножением

13—1. Половое размножение связано со слиянием двух ядер. Существенной особенностью полового размножения является слияние ядер двух отдельных клеток с последующим развитием потомства. Комбинация этих ядер приводит к новой комбинации хромосом у потомства. Теоретически при половом размножении возможно почти бесконечное число комбинаций признаков. Это множество комбинаций увеличивает шансы вида в отношении приспособления к изменяющимся условиям окружающей среды.

У очень простых организмов две клетки, называемые **гаметами**, при слиянии дают новый, сходный с родителями, индивидуум. Однако почти у всех видов высших растений и животных эти две клетки не идентичны. Женские гаметы, называемые **яйцами**, представляют собой клетки большого размера, неспособные передвигаться самостоятельно, с огромным запасом питательных веществ. Мужские гаметы, называемые **спермиями**, представляют собой клетки небольшого размера, состоящие целиком из ядерного вещества, способные передвигаться самостоятельно.

13—2. Гаметы и хромосомы. Гаметы обычно имеют меньше хромосом, чем другие клетки того же организма. Если бы гаметы имели так же много хромосом, как и все другие клетки, то что бы тогда произошло с числом хромосом у потомства? В каждом поколении число хромосом должно было бы удваиваться. Например, в клетках тела человека имеется 46 хромосом. Предположим, каждое яйцо и каждый спермий имели бы по 46 хромосом. При слиянии двух ядер во вновь образовавшейся клетке появилось бы 92 хромосомы.

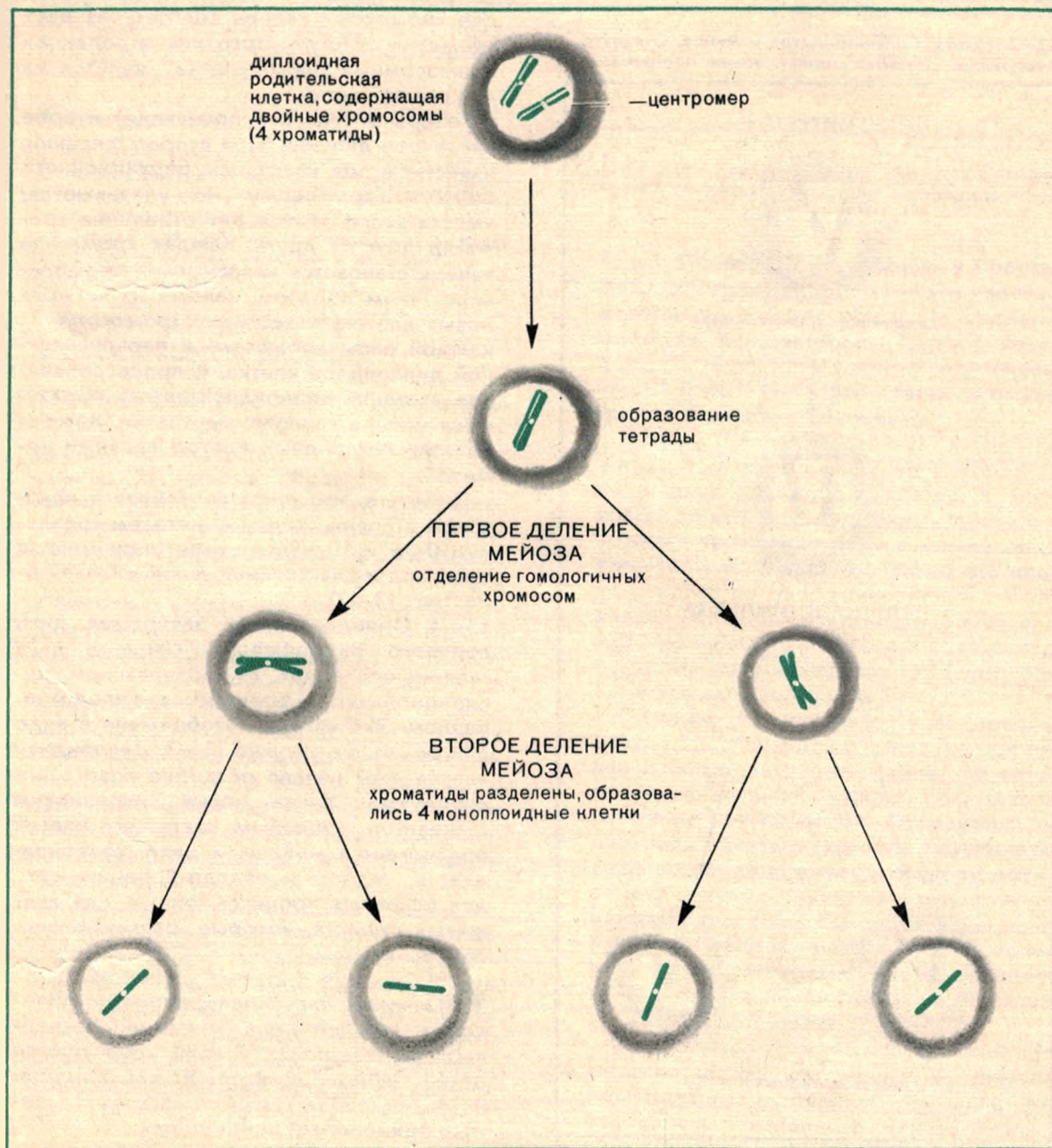
Представьте себе, как много хромосом накопилось бы в одной клетке. Однако число хромосом данного вида остается постоянным от поколения к поколению. Почему это так происходит?

Во всех клетках, исключая гаметы, имеются пары одинаковых хромосом. Например, общее количество хромосом в клетках человеческого тела — 46, они разбиты на 23 пары хромосом, члены каждой пары сходны и по функции и по

внешнему виду. Клетки тела большинства организмов в норме обычно содержат оба члена каждой пары. Однако клетки гамет содержат только один член каждой пары. Клетки только с одной половиной каждой пары хромосом называются **гаплоидами**. Клетки, содержащие обе пары хромосом, называются **диплоидами**.

Так как каждая гамета является гаплоидом, то слияние двух гамет приводит к образованию диплоидной клетки. Поэтому, когда яйцо, содержащее один набор из 23 хромосом, сливается со спермием, содержащим другой набор хромосом, то образуется диплоидная клетка с 46 хромосомами, содержащая 23 пары. Один набор из 23 хромосом берется от отца

13—1. Основные изменения, происходящие во время мейоза.

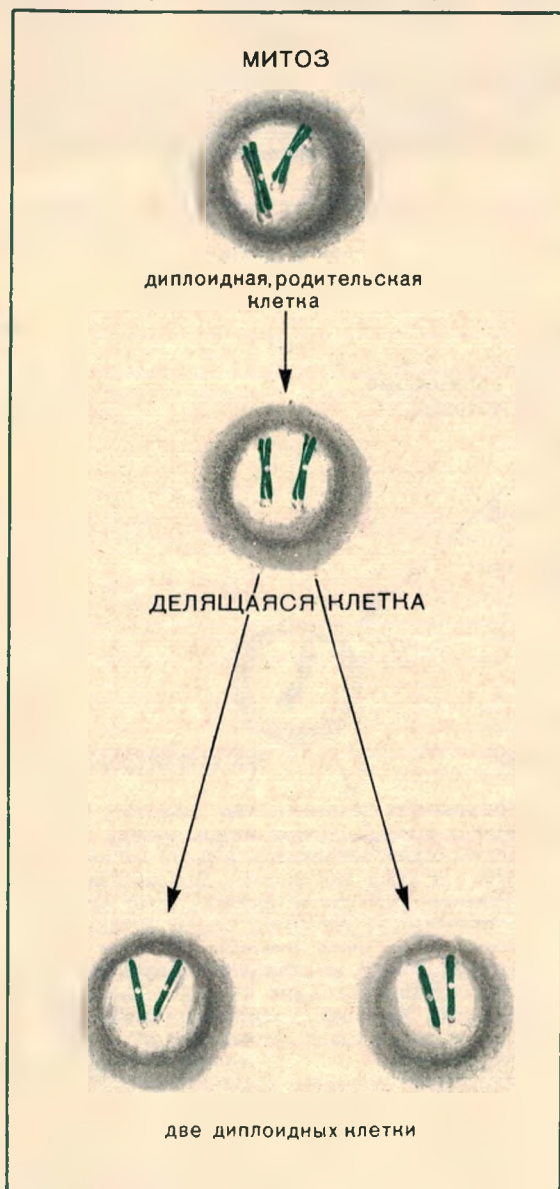


и другой набор из 23 хромосом берется от матери.

13—3. Мейоз — образование гаплоидных клеток. Каким образом образуются гаплоидные гаметы? Особый тип деления, который имеет место у некоторых диплоидных клеток и приводит к образованию гаплоидных клеток, называется мейозом.

В процессе мейоза происходит попарное соединение (конъюгация) сходных хромосом, как показано на рисунке 13—1.

13—2. Митоз. Сравните митоз и мейоз. Отметьте важнейшие различия между этими процессами.



После конъюгации каждый член пары удваивается. Каждая хромосома представляет теперь удвоенную структуру, состоящую из двух **хроматид**. Таким образом, к этому времени каждая пара хромосом состоит из четырех хроматид. Пара хромосом в виде четырех хроматид называется **тетрадой**. После образования тетрады ядерная мембрана и ядрышко исчезают, как и при митозе. Затем два члена каждой пары хромосом отделяются друг от друга. Напоминаем, что каждая хромосома теперь состоит из двух хроматид. После того как отделяются хромосомные пары, клетка делится на две новые клетки.

Теперь о том, как происходит второе клеточное деление. При втором делении, известном под названием **редукционного деления**, хромосомы не удваиваются; вместо этого происходит отделение хроматид друг от друга. Каждая хроматида теперь становится независимой хромосомой. Таким образом, каждая из четырех новых клеток имеет одну хромосому от каждой пары хромосом в первоначальной диплоидной клетке. В процессе мейоза из одной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидные клетки. Каждая из этих гаплоидных клеток является гаметой.

Заметьте, что процесс мейоза в некоторой степени сходен с митозом (разделы 10—5 и 10—6). Только при мейозе происходят два деления, а при митозе одно (рис. 13—2).

13—4. Оплодотворение завершает цикл полового размножения. Слияние двух гаплоидных гамет с образованием диплоидной клетки называется **оплодотворением**. Это явление изображено в виде диаграммы на рисунке 13—3. Диплоидная клетка дает начало развитию нового индивидуума. Когда новый индивидуум становится взрослым, часть его клеток подвергается мейозу, и цикл возобновляется. Мейоз и оплодотворение — это два основных процесса, общие для всех живых существ, которые размножаются половым путем.

● Имеются две существенные особенности полового размножения. Во-первых, гаплоидные клетки образуются путем мейоза, во-вторых, при слиянии двух гаплоидных клеток образуется новый диплоидный индивидуум.

Большинство размножающихся половым путем организмов имеют специализированные репродуктивные клетки. Женская гамета, или яйцо, обычно содержит запас питательных веществ и не способна двигаться. Мужская гамета, или спермий, содержит очень мало запасов питательных веществ, но она способна двигаться.

Половое размножение увеличивает генетическое многообразие видов и популяций, так как потомство с генетической точки зрения отличается от своих родителей. Таким образом, такая популяция имеет большие возможности для эволюционной адаптации.

◆ Проверьте себя

1. Что такое гаплоидные и диплоидные клетки?
2. Чем отличаются гаметы от других клеток?
3. В чем заключается принципиальная особенность полового размножения?
4. Почему мейоз необходим для полового размножения?
5. Каковы различия между мейозом и митозом?

Половое размножение у простейших и растений

13—5. Образование гамет. Половое размножение у простейших, растений и животных происходит в две основные стадии: 1) мейоз — образование гаплоидных клеток из диплоидных и 2) оплодотворение — слияние двух гаплоидных гамет с образованием нового диплоидного индивида. В процессе эволюции у животных и растений появились некоторые различия в схеме процессов мейоза и оплодотворения. Например, у животных при мейозе образуются гаметы, которые затем при слиянии могут образовывать новые особи. Однако у растений образующиеся в процессе мейоза гаплоидные клетки на самом деле еще не есть настоящие гаметы. Они не делятся сразу в образовавшейся новой гаплоидной особи. Вместо этого в течение определенного периода эти клетки делятся митотически, образуя большое количество гаплоидных клеток. Эта гаплоидная фаза роста заканчивается образованием настоящих гамет. Как вы увидите, продолжительность этой фазы сильно колеблется у различных растительных форм. Гаплоидная фаза роста является основным различием процессов размножения растений и животных.



13—3. При оплодотворении две моноплоидные клетки, соединяясь, образуют диплоидную клетку

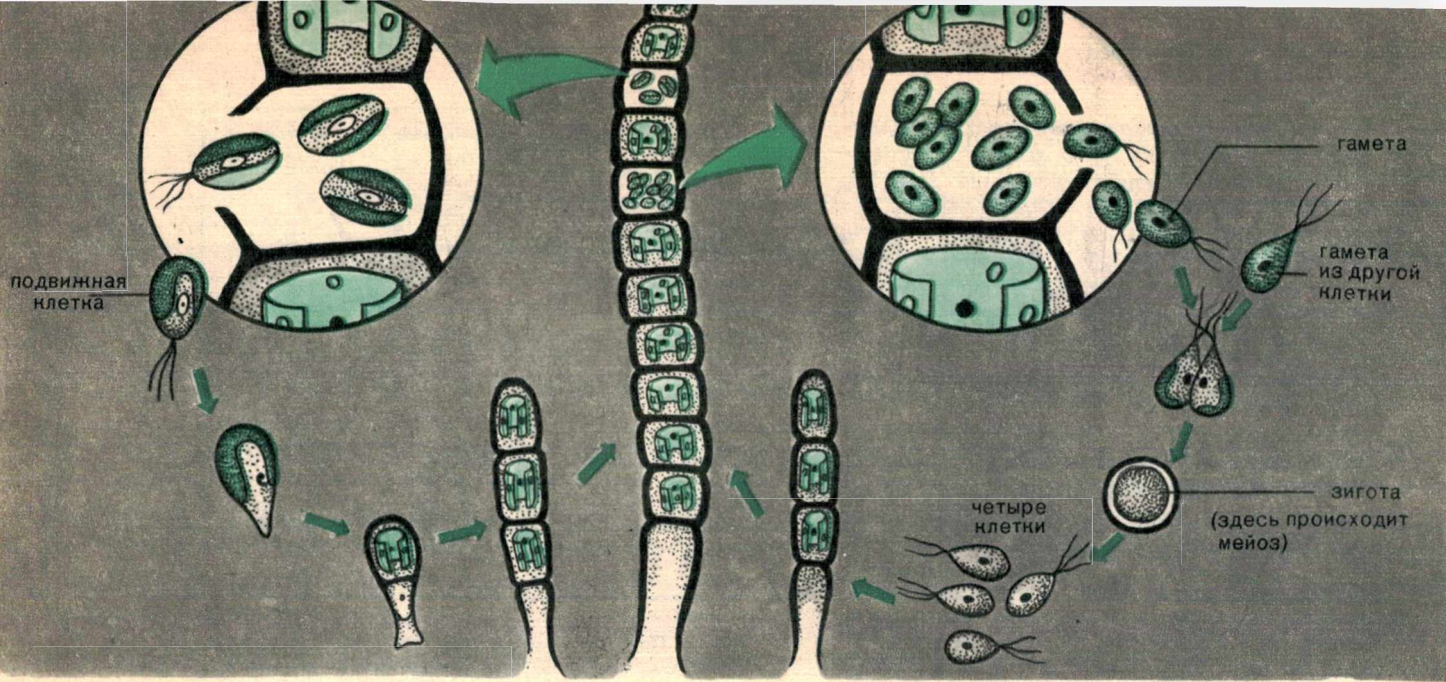
13—6. Половое размножение у простейших. Улотрикс (*Ulotrix*) — это зеленая водоросль, которая обитает в водоемах и ручьях. Каждая особь состоит из отдельной нити, или полосы, одинаковых клеток (рис. 13—4). Все клетки нити улотрикса являются гаплоидами.

187

Каждая клетка улотрикса может делиться посредством митоза с образованием двух гаплоидных клеток. У таких клеток появляются жгутики, и затем они выходят через отверстие в стенке родительской клетки наружу. Затем эта клетка оседает на дно, прикрепляется и образует новые полосы клеток. Этот способ размножения клеток называется **бесполым размножением**. Он будет разбираться дальше, в главе 14.

Половое размножение у водорослей улотрикса начинается в основном так же, как и бесполое размножение. Но затем происходит слияние каждой гаметы с гаметой из другой особи. Образуется диплоидная клетка, которая существует лишь короткое время. Она вскоре делится и образует в процессе мейоза гаплоидные клетки (рис. 13—4). Каждая гаплоидная клетка развивается в новую нить. Только во время краткой диплоидной стадии жизненного цикла улотрикс имеет двойной набор хромосом.

Большинство простейших растений размножаются, как улотрикс, т. е. остаются гаплоидными в течение большей части своего жизненного цикла. Биологи



БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

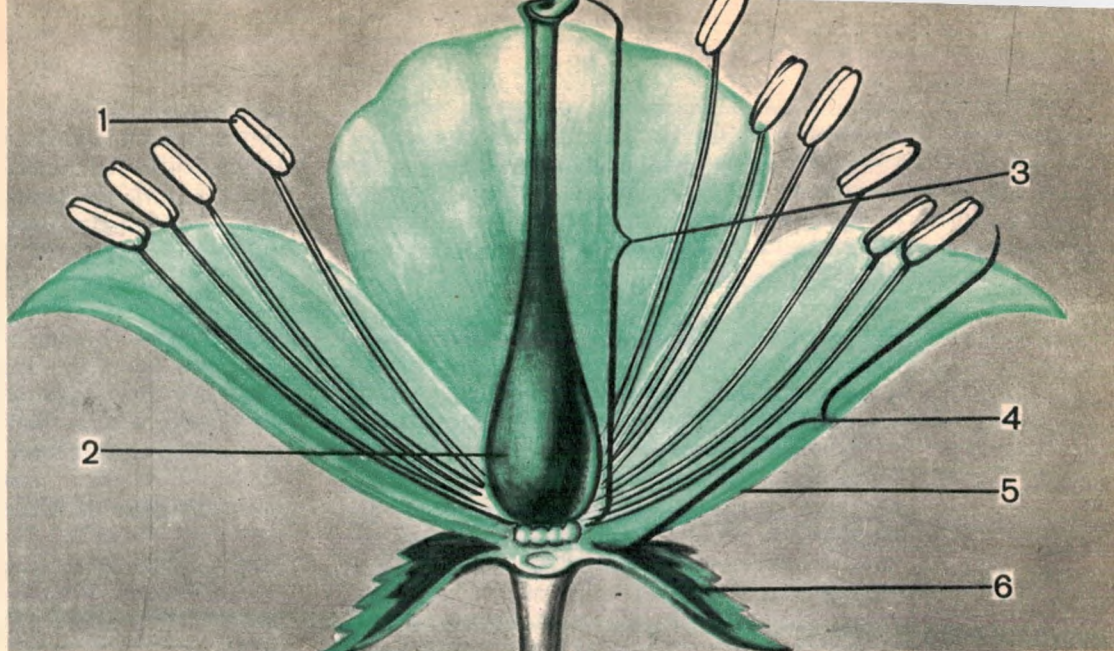
13—4. Размножение улотрикса (*Ulothrix*). В центре — нить улотрикса; слева — бесполое размножение; справа — половое размножение.

188 считают, что эти организмы являются очень примитивными формами жизни. Первые примитивные организмы были, вероятно, гаплоидами и размножались только бесполом путем. Появление полового размножения, вероятно, привело к образованию первых диплоидных клеток. Благодаря естественному отбору диплоидная стадия в конечном счете стала основной в жизненном цикле. Какие преимущества давал организму двойной набор хромосом?

13—7. Репродуктивный цикл у мхов. Промежуточную стадию эволюции полового размножения можно рассмотреть на примере мхов. Большую часть жизни зеленый мох, который обычно растет в местах с повышенной влажностью, бывает гаплоидным организмом. Однако он стоит на более высокой ступени, чем улотрикс. Растения гаплоидного мха имеют специальные органы, которые вырабатывают яйцеклетки и сперматозоиды. Яйцеклетка мха оплодотворяется сперматозоидом внутри женского органа, в результате чего образуется диплоидная клетка. Эта клетка вырастает благодаря митотическому делению в многоклеточный организм с двойным набором хромосом. Таким образом, мхи развивались, по-видимому, иными путями, чем уло-

трикс, у которого диплоидная клетка подвергается мейозу почти сразу после образования. Однако диплоидный организм мха не становится полностью самостоятельным. Он прикрепляется к своим гаплоидным родителям и частично зависит от них в получении воды, пищи и минеральных веществ. Во взрослом состоянии благодаря мейозу диплоидный организм вырабатывает специализированные гаплоидные клетки, называемые спорами. Из созревших спор вырастают гаплоидные мхи.

13—8. Преимущество цветковых растений. Цветковые растения — наиболее приспособленная группа наземных растений. Имеются виды, обитающие в пустыне, в горах и даже в неглубоких прибрежных водах. Только в открытом океане и на полярных льдах эти растения не обитают. Замечательные преимущества цветковых растений во многом, вероятно, обуславливаются тремя важными приспособлениями в процессе размножения: 1) в основном проходит диплоидная стадия роста, а гаплоидная стадия роста значительно сокращена; 2) в процессе эволюции выработались высокоэффективные и специализированные пути доставки клеток спермы от одной особи к яйцеклетке другой, это гарантирует то,



13—5. Продольное сечение типичного цветка, показывающее репродуктивные органы: 1 — пыльцевой мешок; 2 — завязь; 3 — пестик; 4 — тычинка; 5 — венчик; 6 — чашечка.

что во время размножения будет происходить перемешивание хромосом; 3) образование зерна, которое обеспечивает питание и сохранность растения.

13—9. Половой цикл цветковых растений. Цветковые растения, подобно высшим животным, состоят из диплоидных клеток. Однако в процессе мейоза два типа органов образуют две различные гаплоидные стадии. Мужской орган — тычинка; женский орган — пестик. Эти органы расположены внутри цветка. На рисунке 13—5 приводится схема «обобщенного» цветка, на которой отмечены все основные особенности большинства цветковых растений.

Структурное образование на кончике тычинки называется пыльником. Сотни диплоидных клеток пыльника подвергаются редукционному делению, образуя гаплоидные клетки. Каждая из этих гаплоидных клеток остается неизменной, в то время как ее ядро делится на два гаплоидных ядра. Каждая клетка с двумя гаплоидными ядрами называется пыльцевым зерном, а каждое гаплоидное ядро в пределах пыльцевого зерна называется сперматозоидом. Пыльник лопается, и пыльца разносится ветром, пчелами или животными по окружающей местности.

Женская моноплоидная клетка развивается в основании пестика, внутри семя-

почки. Часть пестика, которая окружает семяпочку, называется завязью. В завязи может быть от одной до нескольких семяпочек. Из завязей обычно развиваются плоды. Отдельная клетка семяпочки подвергается мейозу с образованием 4 гаплоидных клеток, из которых выживает только одна. Выжившая клетка делится митотически на 8 гаплоидных клеток, из которых выживает только одна. В одной этой выжившей клетке ядро митотически образует 8 гаплоидных ядер, но из всех ядер только одно становится ядром яйцеклетки. Гаплоидная стадия цветкового растения состоит только из трех клеточных делений, причем она полностью зависит от родительского диплоидного растения. Таким образом, у цветковых растений сокращается длительность гаплоидной стадии, столь важной для низших растений.

Пыльца попадает на пестик с помощью ветра, воды, насекомых, птиц, летучих мышей и других животных. Химические вещества пестика стимулируют образование трубочки, которая прорастает из пестика по направлению к яйцеклетке. Сперма из пыльцевого зерна движется по трубочке и в конце концов оплодотворяет яйцеклетку. Этим соединением мужской и женской гамет заканчивается короткая гаплоидная стадия цветкового растения. Образующаяся диплоид-

ная клетка развивается в **зародыш**, содержащий зачатки листьев, зародышевый стебель и зародышевый корень.

Напомним, что пыльцевое зерно имеет два гаплоидных ядра (спермий). Другое ядро — спермий движется к двум ядрам, находящимся вблизи центра женской гаплоидной клетки. (Напоминаем, что в конце концов в семязпочке образуются 8 ядер.) Все три ядра (одно мужское и два женской клетки) сливаются, образуя отдельное триплоидное ядро, которое называется ядром эндосперма. Ядро эндосперма делится с образованием множества триплоидных клеток, у многих растений в этих клетках сохраняются питательные вещества для роста молодого растения. Основную массу ткани эндосперма зерен пшеницы, ржи и других злаковых составляет крахмал.

13—10. Образование семени и плода. Частично процветание цветковых растений было обусловлено эволюцией средств защиты нового поколения внутри старого. У цветковых растений это осуществляется за счет особенностей строения семени. Во время развития эндосперма и зародыша происходит непрерывное увеличение размеров семязпочки. Внешняя ткань семязпочки твердеет, образуя жесткую защитную оболочку. Утолщенная семязпочка, содержащая эндосперм и зародыш, называется **семенем**. Размер семени зависит от вида растения. Например, орхидеи дают семена размером с пылевые частички, в то время как «двой-

ной кокосовый орех» с островов Индийского океана может быть весом в 16 кг. Независимо от размера семени сама способность производить семя является одним из самых значительных достижений в растительном царстве. Семя обеспечивает защиту и питание для развития растения.

В то время когда оплодотворенная семязпочка превращается в семя, ткани завязи растут и превращаются в плод. Чаще всего плод растения предохраняет семена от высыпания. Во время поедания фруктов семена или выбрасывают, или они попадают в желудок и проходят через весь пищеварительный тракт животного непереваженными. Затем эти семена могут попасть в почву за много километров от того места, где росли сами растения.

Некоторые плоды, например у кле-на, имеют «крылья», на которых они переносятся ветром. Другие плоды имеют колючки или крючки, с помощью которых они могут прицепиться к шерсти животных и таким образом переноситься на большие расстояния (рис. 13—6). Быстрота распространения таких плодов будет зависеть от миграции животных, к которым они прицепились. Некоторые плоды обладают во много раз большей мобильностью, чем многие животные. Например, кокосовый орех, путешествуя по океанским течениям от острова к острову, может проплыть расстояния в тысячи километров.

13—11. Опыление с помощью насекомых — пример высокоспецифической адаптации. Перенос пыльцы от пыльника к пестику, где происходит оплодотворение, называется **опылением**. Хотя цветы многих растений имеют как мужские, так и женские органы, большинство видов оплодотворяются при перекрестном опылении, когда пыльца из пыльника одного растения переносится к пестику другого.

Потомство, образовавшееся в результате процесса самоопыления, похоже на родительские растения больше, чем потомство, образовавшееся в результате перекрестного опыления.

Чаще всего перенос пыльцы осуществляется насекомыми (рис. 13—7). Результаты раскопок показывают, что цветковые растения и насекомые, вероятно, появились приблизительно в одно и то

13—6. Пушистые хохолки на семенах одуванчика способствуют их распространению ветром.



же время. Наиболее характерные особенности цветков — их цвет, запах и необычные формы (рис. 13—8) — являются ярким примером эволюционной адаптации растений, которые служат приманкой для насекомых. Опыление насекомыми с большей вероятностью приводит к оплодотворению. В некоторых случаях адаптация растения и насекомого весьма специфична.

Юкка (Yucca) — род растения, обитающего в засушливых областях юго-западной части Северной Америки. У некоторых видов этих растений самоопыление невозможно, так как тычинки во много раз короче пестиков. Во время цветения юкки маленькие бабочки *Protopha*, очевидно, привлеченные ароматом цветов, прилетают к цветкам и спариваются внутри них. Затем самка собирает пыльцу из пыльников цветка и скатывает ее в шарик. Она летит к другому растению и откладывает в завязь цветка оплодотворенные яйца. Затем она перебирается к пестику этого же цветка и продавливает часть шарика из пыльцы в центр пестика. Это повторяется несколько раз, пока самка не отложит несколько яиц и пестик не будет наполнен достаточным количеством пыльцы.

Позднее некоторые из развивающихся семян становятся источником пищи для личинок бабочек, которые к тому времени уже вылупятся из яиц, отложенных внутри семяпочки.

Из нескольких сотен семян, образу-

ющихся в каждой семяпочке, лишь несколько становятся пищей для личинок. Ни бабочка, ни растение не могут друг без друга полностью завершить жизненного цикла.

● Растения, которые размножаются половым путем, имеют как моноплоидную, так и диплоидную фазу. У более примитивных растений преобладает моноплоидная фаза. У цветковых растений моноплоидная фаза значительно короче и преобладает диплоидная фаза. По-видимому, диплоидная фаза была эволюционным достижением, поскольку она обеспечивала новые комбинации хромосом.

Цветковые растения имеют высокоспециализированные репродуктивные органы и хорошо развитые способы транспортировки клеток сперматозоидов к яйцеклеткам. Оплодотворенная яйцеклетка развивается в зародыш, защита которого обеспечивается образованием семени и плода.

◆ Проверьте себя

1. В чем основная разница между половым размножением у животных и растений? 2. Чем отличаются гаметы мхов и цветковых растений от гамет улотрикса? 3. Какая стадия преобладает у мхов — моноплоидная или диплоидная? 4. Что такое пыльцевое зерно? 5. Каким образом цветковым растениям удается выжить в окружающей среде, условия которой меняются в широких пределах?

191

13—7. Чаще всего пыльцу переносят насекомые.



13—8. Цвет, запах, необычные формы цветков служат приманкой для насекомых.





13—9. Слева — зрелый солитер; справа — увеличенный членик, в котором видны женские и мужские органы размножения: 1 — мужские репродуктивные органы; 2 — нервный ствол; 3 — женские репродуктивные органы.

Половое размножение у животных

192

13—12. Образование гамет у животных. Половое размножение — наиболее распространенный способ размножения в животном царстве. Почти все животные, которые размножаются половым путем, имеют отдельные органы, где вырабатываются мужские и женские гаметы. Эти специализированные органы бывают двух типов: **яичники**, которые вырабатывают яйца (яйцевые клетки, или яйцеклетки), и **яички** (в единственном числе яичко), которые вырабатывают спермии (сперматозоиды). Некоторые низшие животные типа губок размножаются половым путем, но у них не развилось специализированных органов, где происходит образование гамет. Вместо этого некоторые клетки тела этих организмов превращаются в яйца или спермии.

У многих видов низших животных одни и те же особи вырабатывают одновременно яйца и спермии. Это наблюдается у гидр, земляных червей, ленточных червей, у некоторых губок и у множества других простых организмов. (Ленточный червь изображен на рисунке 13—9.) Однако даже таким видам половое размножение обеспечивает огромное преимущество, так как в этом случае имеются большие возможности для перемешивания и рекомбинации генов. Наличие специализированных структур и сам характер поведения животных убеждают нас в том, что при половом размножении сперматозоиды одного индивидуума слива-



13—10. Оплодотворение яйцеклетки человека.

ются с яйцевыми клетками другого. Хотя гермафродиты (т. е. организмы, которые одновременно вырабатывают сперму и яйцеклетки) и встречаются среди высших животных, тем не менее для позвоночных это считается аномалией. Но у подавляющей части высших растений на одной особи имеются и женские и мужские органы. **13—13. Примеры наружного оплодотворения.** У всех видов высших животных развиваются крупные неподвижные яйцевые клетки и мелкие подвижные сперматозоиды. Однако для движения спермы необходима жидкость. Чтобы произошло оплодотворение, гаметы должны находиться в жидкой среде. Подавляющая часть водных животных просто выбрасывает свои гаметы в окружающую среду. Движение спермы в воде более или менее случайно. Однако выбрасывание большого количества гамет обычно служит гарантией того, что будет оплодотворено достаточное количество яиц и будет сохранен вид. Такое оплодотворение вне тела обоих родителей называется **наружным оплодотворением**.

Эффективность наружного оплодотворения зависит от нескольких сложных факторов. Так как сперматозоиды многоклеточных животных не имеют запасов пищи и не приспособлены к самостоятельному образу жизни, то, естественно, после извержения из организма они живут недолго. Чтобы сперматозоиды могли достичь яйцевой клетки и внедриться в нее, они должны быть извержены приблизительно в одно и то же время, в одном и том же месте. Исследователям

известны различные типы поведения, обеспечивающие это, но они еще далеки от полного понимания этих процессов.

Интересно поведение лососей во время икрометания. Ежегодно достигшие зрелости лососи покидают место обитания в океане и приплывают к руслам быстрых рек Тихоокеанского побережья Северной Америки. Самец и самка лосося плывут вверх по течению к озерам, откуда берут свое начало реки. С помощью хвостового плавника самка лосося выкапывает «гнездо» и мечет туда икру. Затем сразу после этого самец поливает икру своей спермой.

Морская рыба леурестес еще более точно, чем лосось, выбирает время икрометания. Леурестес плывет к берегу на самых высоких волнах в момент самого высокого прилива, который бывает ежемесячно. В течение короткого промежутка времени перед следующей волной самка откладывает свои икринки в песок, а самец тут же оплодотворяет их. Со следующей волной леурестес возвращается в море. Оплодотворенные икринки созревают как раз ко времени следующего самого большого прилива и будут унесены им в море.

Пока еще очень мало известно о факторах, контролирующих миграцию лосося или икрометание леурестеса. Возможно, что колебание температуры или содержания соли в океане служит индикатором внутренней системы управления лосося. Возможно, что движение приливов непосредственно влияет на поведение леурестеса во время икрометания. Во всяком случае, водные животные при половом размножении не выбрасывают яйца и сперму случайно. Выработанные в процессе эволюции типы поведения гарантируют слияние яйцевых клеток и сперматозоидов.

13—14. Примеры внутреннего оплодотворения. У всех наземных и у некоторых водных животных сложились более сложные репродуктивные системы, которые дают дополнительную гарантию слияния яйца и спермы. У этих животных сперма выбрасывается в женский половой тракт так, что оплодотворение происходит в теле женской особи. Жидкость, образованная мужскими половыми органами, выбрасывается вместе со спермой. Эта жидкость служит средой, необходимой для движения сперматозоидов. Яйце-

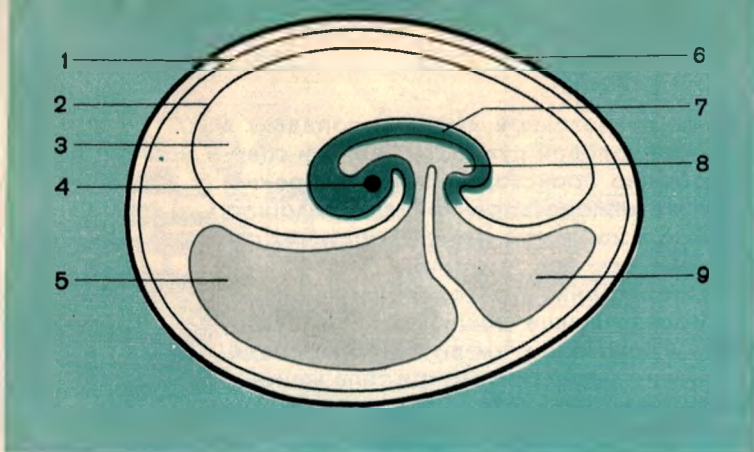
клетка, созревшая в яичнике, попадает в женский половой путь. При наличии спермы обычно происходит оплодотворение; если же оплодотворение не произошло, то яйцо в конечном итоге выходит из организма.

При внутреннем оплодотворении гаметы гораздо лучше защищены от опасностей, угрожающих им во внешней среде. Гаметы не высыхают внутри тела женской особи, как это было бы, если бы они вдруг оказались на воздухе. Более того, возможностей для встречи и оплодотворения сперматозоидами у яйцеклетки больше, когда гаметы находятся в небольшом, ограниченном пространстве тела, а не в тех случаях, когда их откладывают в водоемы, ручьи или океан. В то время как для сохранения видов животных, которым свойственно наружное оплодотворение, требуются миллионы яиц, при внутреннем оплодотворении для сохранения вида их требуется относительно небольшое количество. Например, в организме женщины вырабатывается обычно только одна яйцеклетка в месяц. И этого вполне достаточно для сохранения вида.

193

Однако внутреннее оплодотворение не решает все проблемы эффективного транспорта спермы к яйцу. Существует еще проблема синхронности. В большинстве случаев крошечный сперматозоид, имеющий небольшой запас пищи, может жить недолгое время. Например, человеческая сперма сохраняет способность к оплодотворению один-два дня. Более того, яйцо сохраняет способность к оплодотворению также в течение короткого времени. У большинства млекопитающих яйцо сохраняет способность к оплодотворению в течение нескольких часов; человеческое яйцо обычно сохраняет способность к оплодотворению в течение приблизительно дня. Это означает, что для осуществления оплодотворения яйцо и сперма должны оказаться рядом приблизительно в одно и то же время (рис. 13—10).

У большей части насекомых проблема синхронности высвобождения гамет решается следующим образом. Сперматозоиды, попавшие в организм самки, откладываются в специальную сумку, где они сохраняются и питаются. Сперматозоиды высвобождаются из сумки, как только откладываются яйца. У пчел жен-



13—11. Поперечное сечение яйца пресмыкающегося (видны 4 специализированные зародышевые оболочки): 1 — хорион; 2 — амнион; 3 — амниотическая полость; 4 — глаз; 5 — желточный пузырь; 6 — скорлупа; 7 — эмбрион; 8 — первичный пищеварительный тракт; 9 — аллантаис.

ские особи могут сохранять сперму в течение всего периода жизни. С чем это связано, до сих пор еще не выяснено.

У многих высших животных время высвобождения гамет контролируется сложной системой органических соединений, называемых гормонами. Гормоны — это специфические соединения, которые вырабатываются, или секретируются, специализированными клетками растений и животных. Хотя гормоны разносятся вместе с кровью по всему организму, они специфически влияют только на отдельные системы в организме. Вы познакомитесь позже в этой главе с некоторыми гормонами, которые контролируют процесс размножения.

13—15. Сохранение развивающихся организмов. Оплодотворение — это только одна часть проблемы размножения. После того как произошло оплодотворение, во вновь образовавшемся организме должна поддерживаться жизнь. Новому организму необходимы тепло и влага, пища и защита от опасности.

Сохранение развивающегося организма для животных гораздо более сложная проблема, чем для растений. Развивающееся растение может начать синтезировать питательное вещество очень рано. Животное же должно бороться за пищу с другими животными.

Для того чтобы бороться успешно, животное должно достигнуть относительно взрослой стадии развития, и только тогда оно может начать самостоятельную жизнь.

У некоторых видов животных, особенно у тех, которые размножаются с помощью наружного оплодотворения, развивающиеся молодые организмы почти никак не защищены. Продолжение таких видов зависит от образования и оплодотворения огромного количества яиц. Подавляющая часть рыб во время икрометания выбрасывает за один раз миллионы икринок (яиц), лишь небольшая часть из которых выживает. Остальная часть поедается другими организмами или повреждается. Того числа оплодотворенных икринок, которые выживают и развиваются до взрослой особи, обычно достаточно лишь для сохранения постоянной численности популяции вида.

В большинстве случаев высшие животные обеспечивают некоторую защиту и питание своим развивающимся потомкам. Фактически одним из главных направлений в эволюции животных было непрерывное совершенствование заботы о потомстве. Крупные, сложные яйца многих низших позвоночных обеспечивали пищу и защиту для зародыша. У самой высокоразвитой группы позвоночных млекопитающих женские половые органы осуществляют функцию вынашивания нового организма.

13—16. Защита и питание, которое обеспечивает яйцо. Яйцо лягушки может служить примером яйца, которое оплодотворяется вне организма. Яйца лягушки небольшого размера, с запасом пищи, достаточным для того, чтобы зародыш развился до стадии головастика. Яйца не имеют оболочки. Самка откладывает в воду желеподобное вещество, в которое погружены яйца, до некоторой степени обеспечивающее их защиту. Кислород из воды, углекислый газ и отходы развивающегося эмбриона обмениваются благодаря диффузии через желеподобное вещество. Яйца лягушки, так же как и яйца других амфибий, не могут развиваться вне водной среды.

Пресмыкающиеся — более развитый класс позвоночных, чем амфибии. Большинство пресмыкающихся живет и откладывает яйца на суше. Пресмыкающиеся могут вести полностью наземный образ жизни отчасти благодаря тому, что в течение миллионов лет они выработали способность к внутреннему оплодотворению. Яйца пресмыкающихся имеют твердую внешнюю оболочку, которая предо-



13—12. У многих животных, подобно черепахе, эмбрионы развиваются вне тела матери. У некоторых змей и акул эмбрионы развиваются внутри тела матери, но питаются яичным желтком. Почти у всех млекопитающих, как и у коровы (с п р а в а), эмбрион находится в теле матери и получает питание из ее тела. 1 — плацента; 2 — плод.

хранят содержимое от высыхания. Большая часть яйца — желток служит источником пищи для зародыша. Желток выполняет те же функции, что и эндосперм семени растений.

С самого начала роста зародыша пре-
смыкающегося образуются четыре специализированные оболочки (рис. 13—11). Эти оболочки выполняют важные функции в развитии зародыша. Одна из них, называемая желточным мешком, окружает желток яйца и является частью пищеварительного тракта эмбриона. Вторая оболочка — амнион — развивается вокруг зародыша, образуя большой наполненный жидкостью мешочек. Жидкость, известная под названием белка, служит водной средой для эмбриона.

Аллантоис — третья оболочка — представляет собой вырост пищеварительного тракта молодого организма, напоминающий по форме мешок. В нем собираются отходы из пищеварительного тракта развивающегося организма. Четвертая оболочка — хорион — окружает все другие зародышевые оболочки и плотно прилегает к скорлупе яйца. Хорион и аллантоис выполняют функцию дыхательного органа. Большая площадь поверхности этих оболочек обеспечивает, с одной стороны, зародыш необходимым количеством кислорода и, с другой, обеспечивает выделение углекислого газа из яйца. Пористая оболочка яйца не препятствует диффузии этих газов в обоих направлениях, но в то же время препятствует проникновению бактерий.

Яйца птиц имеют такое же строение, как и у рептилий. Они покрыты твердыми

оболочками (скорлупой) и имеют мешочек, наполненный жидкостью и предохраняющий зародыш от высыхания. Кроме того, типичное яйцо птицы имеет зародышевые оболочки, защищающие зародыш и желток, который служит пищей для зародыша.

13—17. Защита и питание при внутриутробном развитии. У некоторых высших животных, которые размножаются путем внутреннего оплодотворения, оплодотворенная яйцеклетка остается в теле женской особи. Там она развивается внутри своих зародышевых оболочек, используя запас пищи в яйце. Зародыш, кроме того, получает дополнительное преимущество, так как он укрыт от опасностей в организме матери. Такая форма внутреннего развития встречается у некоторых акул, рыб и рептилий (рис. 13—12).

У большей части млекопитающих рождаются живые детеныши. Исключением является утконос, чьи детеныши вылупляются из яиц (рис. 13—13). Это странное животное — один из немногих сохранившихся видов большой группы примитивных млекопитающих. После внутреннего оплодотворения он вынашивает наполненные желтком яйца, очень похожие на яйца некоторых рептилий. Яйца развиваются в течение некоторого времени внутри материнского тела и затем откладываются в гнездо, где из них вылупляется потомство. Однако утконос считается млекопитающим. Самка утконоса имеет железы, которые вырабатывают и выделяют молоко. Вылупившееся из яиц потомство питается молоком матери до

тех пор, пока не станет настолько взрослым, что уже может самостоятельно добывать пищу из окружающей среды. Все животные, которые имеют молочные железы, называются **млекопитающими**.

Американский опоссум и сумчатые млекопитающие Австралии, такие, как кенгуру, относятся к другой группе примитивных млекопитающих — к сумчатым. Яйцо опоссума, в отличие от яйца утконоса, имеет очень мало желтка. Зародыш развивается в яйце до тех пор, пока не будет исчерпан весь запас пищи. Затем крошечный, неразвитый опоссум проявляет удивительную способность. Он выползает из тела матери и заползает в сумку на животе, отчего эта группа животных и называется сумчатыми. В сумке детеныш укрывается в тепле и питается молоком грудных желез, которые там расположены.

Из всех животных те млекопитающие, у которых образуется **п л а ц е н т а**, имеют наиболее высокоразвитые системы для сохранения и защиты своих детенышей. Оплодотворение и первоначальное развитие происходит внутри тела матери, а после рождения детеныш питается молоком матери. Из организма матери в зародыш во время его внутриутробного развития питательные вещества поступают через плаценту. Отработанные продукты из зародыша попадают через плаценту в организм матери, откуда они выводятся обычным путем. Таким образом, между организмом матери и детенышем осуществляется обмен веществ. Несколько позднее в этой главе вы познакомитесь ближе с особенностями размножения плацентарных млекопитающих.

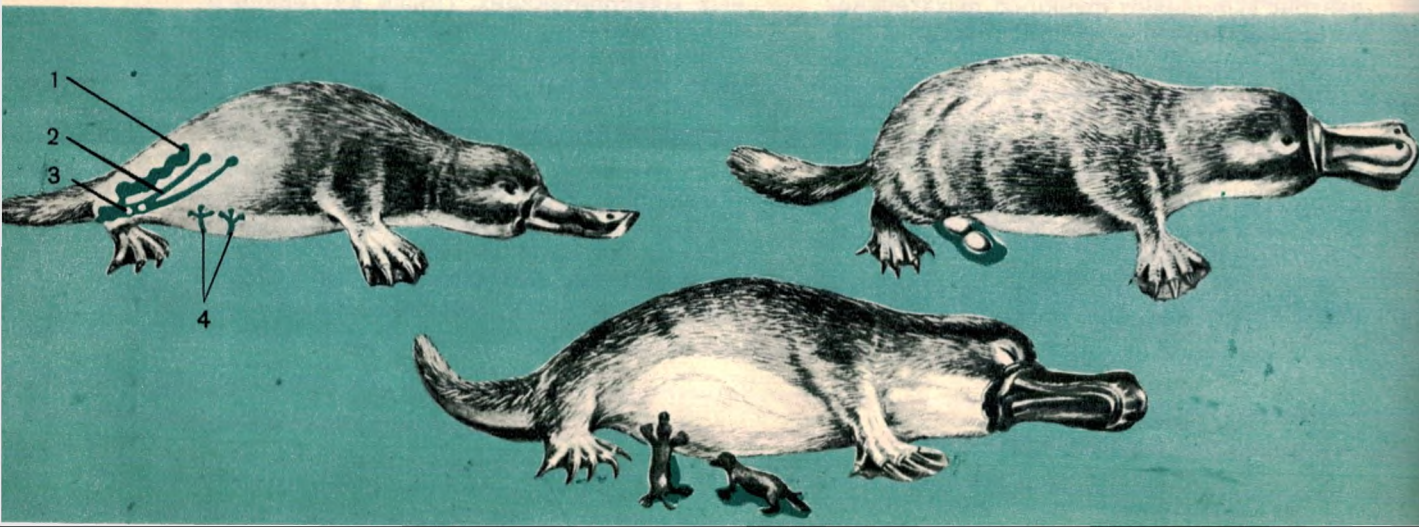
В частности, вы познакомитесь с репродуктивной системой человека — наиболее развитой системой из всех плацентарных млекопитающих.

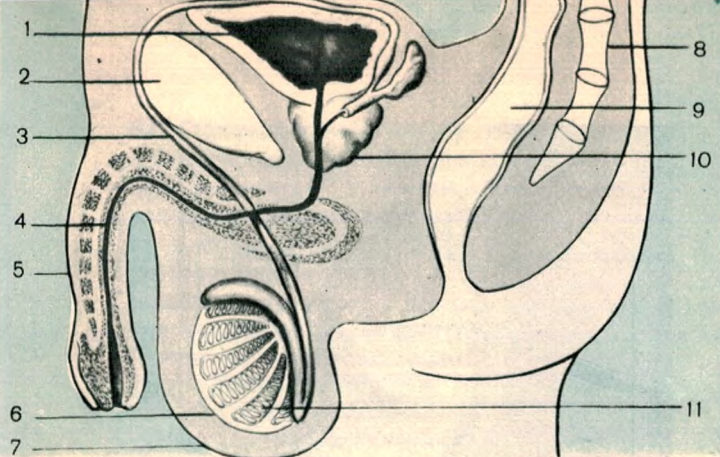
● У большинства видов животных имеются специализированные органы для образования мужских и женских гамет. Яйца вырабатываются яичниками, а сперма — яичками. Обычно каждая особь имеет или яичники, или яички. При половом размножении должно происходить слияние яйца и сперматозоида двух различных особей. Большинство животных, обитающих в воде, высвобождают миллионы яиц и сперматозоидов в воду приблизительно в одно и то же время и в одном и том же месте. У большинства высших животных оплодотворение происходит внутри тела женской особи. Это эффективнее, чем наружное оплодотворение. Зародыши могут развиваться в воде, где они защищены слабо или вовсе не защищены; или в яйце с большим желтком и серией оболочек, в том числе и твердой, окружающих зародыш; или внутри тела родителя. Животные с наиболее высокоразвитой системой размножения — плацентарные млекопитающие — обеспечивают питанием развивающийся организм как до, так и после рождения.

◆ Проверьте себя

1. Что такое наружное оплодотворение? 2. В чем преимущество внутреннего оплодотворения?
3. Что такое плацентарное млекопитающее?
4. Каким образом функционирует плацента?

13—13. Размножение и забота о потомстве у утконосов: 1 — кишка; 2 — матка; 3 — яйцо; 4 — молочная железа.





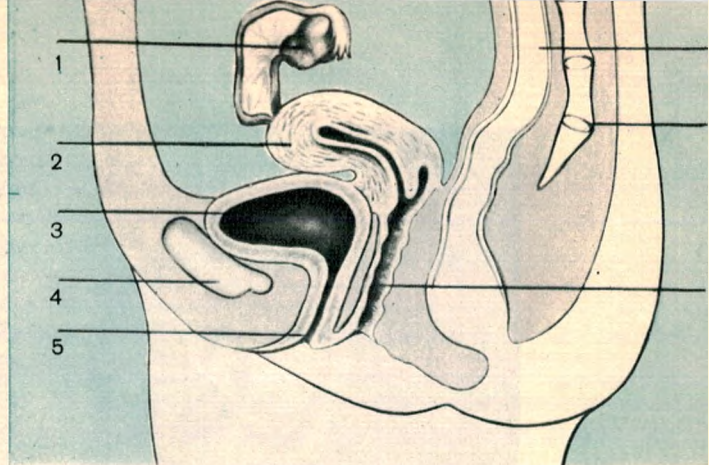
13—14. Мужская половая система: 1 — мочевого пузыря; 2 — лобковая кость; 3 — семяпровод; 4 — уретра; 5 — пенис; 6 — семенник; 7 — мошонка; 8 — позвоночный столб; 9 — кишечник; 10 — предстательная железа; 11 — семенные каналцы.

Размножение у плацентарных млекопитающих

13—18. Мужская половая система. Яички млекопитающих расположены в свисающем мешочке, который называется мошонкой. У далеких предков млекопитающих мужские яички находились вблизи задней стенки живота, точно так же как женские яичники. Но это, видимо, затрудняло образование спермы. Опыты показали, что человеческая сперма не развивается, если температура выше определенной точки. С этим, по-видимому, связано положение яичек.

Клетки спермы развиваются в маленьких сильно изогнутых трубках яичек, показанных на рисунке 13—14, и затем транспортируются в другую часть яичек для хранения. Придаточные структуры яичек — предстательная железа и семенные пузырьки — вырабатывают семенную жидкость, которая служит для транспорта спермы. Сперма хранится в яичках лишь небольшой срок. Если она не выбрасывается, то в конце концов погибает и удаляется определенными тканями яичек. В среднем организм мужчины вырабатывает несколько миллионов сперматозоидов на одну яйцеклетку, которую вырабатывает организм женщины.

При обсуждении процессов размножения у млекопитающих мы будем наиболее часто использовать в качестве примера половую систему человека. Помните, что общие утверждения, касающиеся половой системы человека, верны и для других плацентарных млекопитающих.



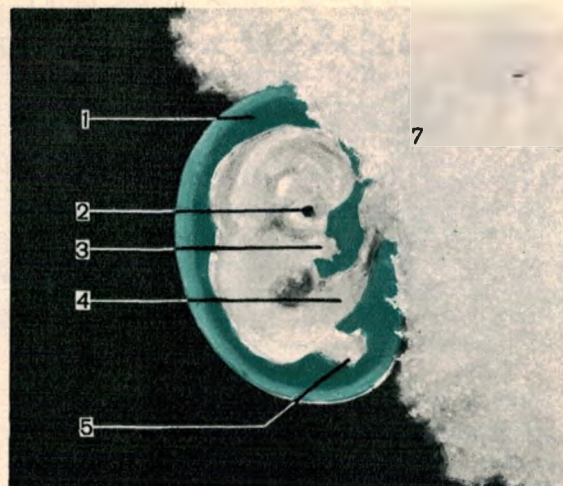
13—15. Женская половая система: 1 — яичник; 2 — матка; 3 — мочевого пузыря; 4 — лобковая кость; 5 — уретра; 6 — кишечник; 7 — позвоночный столб; 8 — влагалище.

13—19. Женская половая система. У женщин яичники, которые вырабатывают яйца, или яйцевые клетки, расположены глубоко внутри тела (рис. 13—15). Яйцевая клетка развивается в тонком, похожем на мешочек образовании, называемом **фолликулом** (рис. 13—21). По мере того как фолликул растет, он наполняется жидкостью. Когда яйцевая клетка созревает, т. е. почти готова для оплодотворения, фолликул лопается вблизи поверхности яичника и крошечная яйцевая клетка выходит вместе с жидкостью. Этот процесс называется **овуляцией**. После овуляции на месте лопнувшего фолликула развивается образование, называемое **желтым телом**, так как у некоторых животных оно имеет желтый цвет (luteus — по-латыни «желтый»). Желтое тело играет очень важную роль в контроле половых процессов.

197

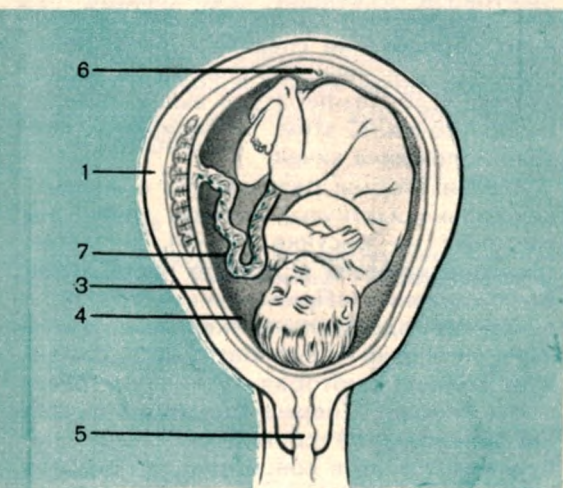
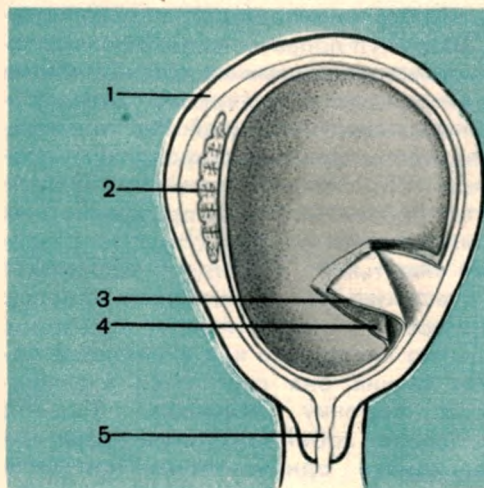
Обычно после того как яйцеклетка покидает яичник, она спускается в расширенную воронку **яйцевода**. Яйцевод представляет собой трубчатый орган, открывающийся одним своим концом в брюшную полость вблизи яичника, а другим — в толстостенный мускульный орган, который называется **маткой**. Если клетки спермы попадают в отверстие женского полового тракта — влагалище, то они в беспорядке двигаются через матку и попадают в яйцевод. Оплодотворение яйцеклетки происходит в яйцеводе. Оплодотворенная яйцеклетка затем проходит через яйцевод в матку.

Прохождение яйцеклетки по яйцеводу обычно занимает около 4—6 дней. В те-



13—16. Слева — диаграмма взаимоотношения зародышевых оболочек и плода: 1 — аллантоис; 2 — амниотическая полость; 3 — хорион; 4 — пищеварительный тракт; 5 — развивающийся эмбрион; 6 — желточный мешок; 7 — мягкая ткань матки. Справа — фотография человеческого зародыша, внедрившегося в ткань матки: 1 — амниотическая полость; 2 — глаз; 3 — рука; 4 — пупочный канатик; 5 — нога; 7 — мягкая ткань матки.

13—17. Зародышевые оболочки человека. Слева — относительное расположение оболочек в 7 месяцев: 1 — мышца матки; 2 — плацента; 3 — хорион; 4 — амнион; 5 — влагалище. Справа — взаимоотношения плода и плаценты: 1 — мышца матки; 3 — хорион; 4 — амнион; 5 — влагалище; 6 — желточный мешок; 7 — пупочный канатик.



чение этого времени оплодотворенная клетка проходит первые стадии развития. Когда яйцеклетка достигает матки, матка готова принять ее и обеспечить развитие зародыша.

13—20. Половые циклы женщины. До того как яйцеклетка покидает яичник, матка имеет небольшой размер и очень тонкую внутреннюю оболочку с небольшим количеством кровеносных сосудов. Од-

нако после овуляции матка становится значительно больше, ее внутренние стенки становятся толстыми, мягкими и влажными, их снабжение кровью значительно увеличивается. Эти изменения в матке происходят каждый раз, когда яйцеклетка выходит из яичника.

Когда оплодотворенная яйцеклетка попадает в матку, она обычно внедряется в мягкие ткани матки и начинает развивать-

ся. Однако если в матку попадает неоплодотворенная яйцеклетка, то она не прикрепляется к тканям матки. Вместо этого внутренний выстилающий слой матки разрушается и вместе с неоплодотворенной яйцеклеткой выходит из тела через влагалище. Разрушение и выход ткани матки называется **менструацией**. После менструации в яичнике начинает расти новый фолликул. Матка снова готовится к возможному появлению оплодотворенной яйцеклетки, и половой цикл повторяется.

Половой цикл у женщин повторяется ежемесячно. Поэтому используют термин «менструальный цикл». Последовательный ряд процессов менструального цикла женщин можно суммировать следующим образом:

1. Менструация — разрушение и выделение мягких тканей матки и неоплодотворенной яйцеклетки. Первый день менструального кровотечения обычно принимается за начало менструального цикла. Эта стадия в среднем длится около пяти дней.

2. Фолликулярная стадия — созревание нового фолликула и яйцеклетки. Эта стадия длится от конца менструации и до момента овуляции, около 10—14 дней. Подготовка матки к восприятию оплодотворенной яйцеклетки начинается во время этой стадии.

3. Овуляция — выход зрелой яйцеклетки. Это происходит где-то в середине между менструациями.

4. Образование желтого тела из лопнувшего фолликула. Во время этой стадии яйцо проходит по яйцеводу в матку. Подготовка матки завершается. Эта стадия длится от овуляции до начала менструации, около 10—14 дней.

Если оплодотворенная яйцеклетка прикрепляется к стенке матки, то начинается беременность и менструальный цикл временно прерывается. Развитие зародыша во время беременности является сложным процессом. Он будет рассмотрен в главе 14. Однако развитие зародышевых оболочек и плаценты будет обсуждаться здесь. Как зародышевые оболочки, так и плацента играют важную роль в размножении.

13—21. Структура и функция плаценты. Первоначально при развитии человеческого зародыша, так же как и зародышей других плацентарных млекопитаю-

щих, образуется ряд оболочек, очень похожих на те, которые образуются вокруг зародыша в яйце пресмыкающихся. У млекопитающих возникло множество приспособлений для внутриутробного развития детенышей. Например, человеческий зародыш не имеет скорлупы. Функцию этой защитной оболочки, так же как и другие важные функции, взял на себя организм матери.

У человеческого зародыша, так же как в яйце пресмыкающегося, хорион окружает зародыш и все мембраны. Однако во время развития человеческого зародыша на внешней поверхности хориона развиваются пальцеобразные выросты, которые врастают в мягкую ткань матки (рис. 13—16, левый). Эти выросты, или ворсинки, вместе с тканями стенки матки, в которую они погружены, образуют плаценту.

Кровеносные сосуды зародыша находятся в хорионной части плаценты. Кровеносные сосуды матери находятся в маточной ткани плаценты. Эти кровеносные системы отделены друг от друга, хотя они и обмениваются кислородом, углекислым газом, питательными веществами и растворенными продуктами обмена. Все эти вещества обмениваются благодаря процессу диффузии. В нормальных условиях между матерью и детенышем никогда не бывает прямого тока крови.

Вслед за хорионом идет другая зародышевая оболочка — амнион. Эта оболочка окружает зародыш. Точно так же как и в яйцах пресмыкающихся, амнион человеческого зародыша наполнен жидкостью. Эта жидкость полностью окружает зародыш, сохраняя его влажным и защищая от механического повреждения.

Аллантоис человеческого зародыша вырастает из пищеварительного тракта этого зародыша (рис. 13—16). Вместе с хорионом аллантоис приходит в соприкосновение с мягкими тканями матки и принимает участие в создании кровеносных сосудов в зародышевой части плаценты.

Аллантоидная полость появляется на ранних стадиях развития человеческого зародыша. Она существует недолго и не очень важна для развития зародыша. Вы помните, что у куриных яиц и яиц пресмыкающихся через аллантоис удаляются продукты распада, выделяемые зароды-

дышем. Аллантаидная полость является великолепным примером рудиментарного органа, который в процессе эволюции утратил свои функции.

Желточный мешок развивается также и у зародышей млекопитающих, но его размер очень небольшой. Желточный мешок, как и аллантаидная полость, является, по-видимому, рудиментом. Функции, когда-то у пресмыкающихся и птиц выполнявшиеся желтком и аллантаидной полостью, у млекопитающих выполняет плацента.

В течение первых нескольких недель развития диффузия веществ через плаценту происходит со всей поверхности зародыша. Однако затем края амниона соединяются, образуя пуповину — трубку, которая идет от пищеварительного тракта к плаценте. Кровеносные сосуды,

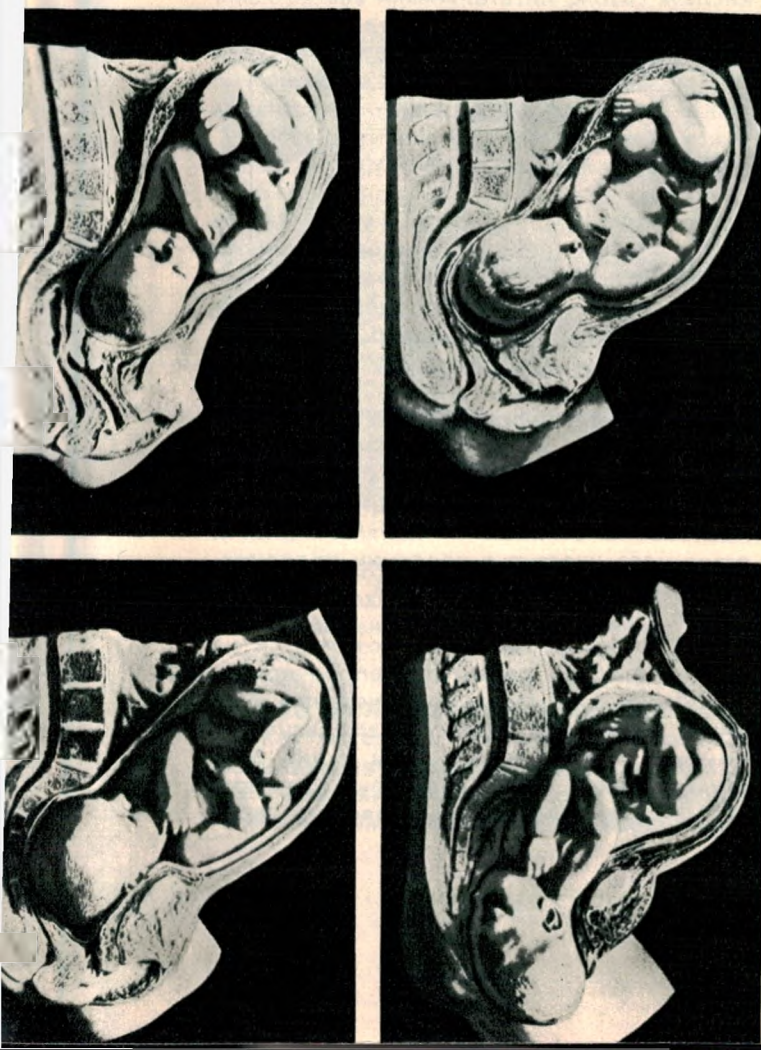
которые переносят растворенные вещества между зародышем и плацентой, располагаются в пуповине. Обычно после первых недель развития обмен растворенными веществами к зародышу от плаценты происходит только через кровеносные сосуды пуповины (рис. 13—17). Эволюция плаценты сделала возможным длительное внутриутробное развитие зародыша. Внутриутробное развитие было одним из наиболее важных приспособлений у высших позвоночных. Средняя продолжительность внутриутробного развития, или беременность, у млекопитающих сильно колеблется. Вот некоторые приблизительные данные о продолжительности беременности: мыши — 21 день, кролики — 32 дня, собаки и кошки — 60 дней, лошади — 350 дней, кит — 360 дней. Беременность у людей обычно длится около 280 дней. Из этих примеров вы можете видеть, что время, необходимое для внутриутробного развития, зависит, по-видимому, от размера и сложности взрослого организма.

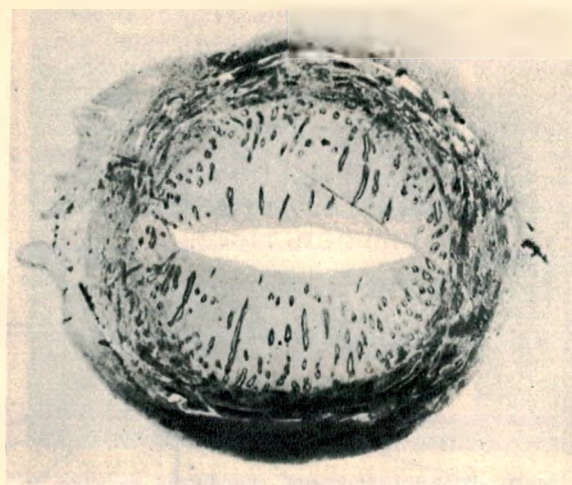
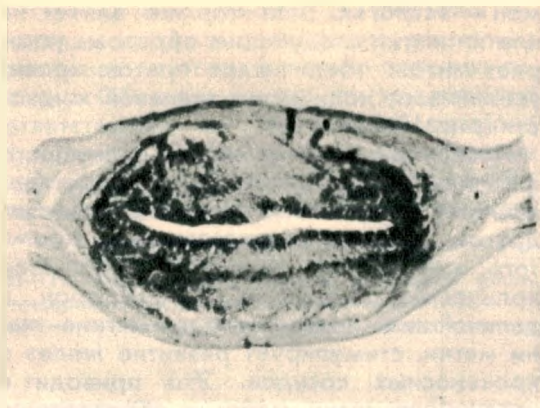
13—22. Роды. К девятому месяцу беременности у женщины головка ребенка обычно поворачивается по направлению к отверстию матки. Если головка к этому времени окажется в таком положении, то во время родов она будет выходить первой (рис. 13—18). Но иногда в направлении отверстия матки оказываются ноги ребенка. Это положение сильно затрудняет роды.

Рождение ребенка начинается тогда, когда мышечные слои матки начинают сокращаться и расслабляться, т. е. происходят роды. При этом мать ощущает родовые схватки. Механизмы, ответственные за регуляцию процесса деторождения, до сих пор еще не ясны. Сначала мышечной активности матки вполне достаточно для продвижения ребенка к влагалищу. Обычно в этой стадии плодный мешок (амнион), в котором находится ребенок, разрывается и вся жидкость выходит. Это служит признаком начала родов.

Когда мускулы матки начинают сокращаться сильнее и чаще, ребенок начинает выходить через влагалище наружу. Врач отрезает и перевязывает пуповину, которая связывает ребенка с маткой матери. Небольшой остаток пуповины, остающийся на животе ребенка, в конце концов засыхает и отпадает. На этом месте

13—18. Положение ребенка незадолго до окончания беременности и начала родов: вверху слева — до начала родов; вверху справа — роды начались; внизу слева — ребенок продвигается вниз; внизу справа — голова ребенка показалась.





13—19. Слева — поперечное сечение матки обезьяны через несколько дней после удаления у нее яичников. Справа — поперечное сечение матки обезьяны, получившей эстроген и прогестерон после удаления у нее яичников. Отметьте различие в мышечных слоях и мягких тканях.

остается рубец в виде пупка. После рождения ребенка мускульная работа матки продолжается до тех пор, пока из нее не выйдет плацента, обычно называемая последом.

13—23. Секреция молока (лактация). В последний период беременности грудь женщины подвергается изменениям, связанным с подготовкой к лактации после рождения потомства. Молочная железа груди женщины состоит из большого количества внутренних долей. Каждая доля связана с соском протоком, который имеет множество ответвлений. До беременности молочная железа состоит из разветвленной системы протоков и жира. Во время беременности проточная система становится еще более разветвленной. На концах крошечных протоков находятся клетки, которые выделяют молоко.

Если родившийся ребенок не питается грудным молоком, молочные железы вскоре перестают вырабатывать молоко и восстанавливают прежний размер. С прекращением выделения молока возобновляется половой цикл. Но овуляция, оплодотворение и новая беременность иногда наступают и во время выделения молока.

● Половая система плацентарных млекопитающих, как показано на примере половой системы человека, высокоспециализирована. У мужчин имеются особые структуры для образования, хранения и переноса спермы. У жен-

щин есть органы, в которых идет образование яйцеклетки и ее передвижение, а также орган, в котором происходит длительное внутриутробное развитие зародыша.

Каждый раз при выходе яйцеклетки из яичников ткани матки утолщаются и готовятся принять оплодотворенную яйцеклетку. Если оплодотворения не произошло, то нежный выстилающий слой матки разрушается и изгоняется из тела. Половой цикл женщины состоит из овуляции и последующей подготовки матки к восприятию оплодотворенного яйца и смены выстилающего слоя матки в том случае, если зачатия не произошло.

Если происходит оплодотворение, то зародыш внедряется в матку и вокруг него образуются четыре зародышевые оболочки. Из отростков одной из оболочек — хориона и ткани матки, в которую они внедряются, образуется плацента.

Развивающийся зародыш получает от матери пищу и кислород и выделяет продукты распада. После родов молочные железы матери начинают вырабатывать молоко. С прекращением выработки молока цикл овуляции и менструации возобновляется.

◆ Проверьте себя

1. Где обычно происходит оплодотворение яйцеклетки плацентарных млекопитающих? 2. Что происходит с оплодотворенной яйцеклеткой,



13—20. Взаимоотношения гипофиза, яичника и матки.

когда она попадает в матку? 3. Что происходит с неоплодотворенной яйцеклеткой, когда она попадает в матку? 4. Каковы четыре стадии менструального цикла? 5. Какова роль плаценты при внутриутробном развитии? 6. Как происходят роды?

202 Гормональный контроль половой системы млекопитающих

13—24. Роль гормонов, вырабатываемых яичниками. В предыдущем разделе рассматривались половые циклы женщины. Одна из самых интересных проблем в биологии — вопрос о том, каким образом регулируются эти циклы. Этому было посвящено множество исследований.

Простой опыт позволил выяснить, каким образом контролируется половой цикл. Если у молодых обезьян удаляли оба яичника, то матка не вырастала и менструальный цикл не начинался. Эти результаты показывают, что яичники осуществляют некоторый контроль над развитием матки. Дальнейшие опыты подтвердили эту гипотезу. Экстракт, полученный из фолликул взрослых обезьян, вводили молодым обезьянам, у которых были удалены яичники. Вскоре клетки внутренних тканей матки молодых обезьян начинали нормально делиться и расти. Это указывает на то, что какое-то вещество, содержащееся в фолликулах, влияет на рост матки.

В результате огромного количества опытов стало известно, что фолликулы в яичниках в период своего созревания вырабатывают женский половой гормон — эстроген. Этот гормон влияет на клетки матки следующим образом: ускоряет митоз; увеличивает приток крови; увеличивает количество тканевой жидкости (рис. 13—19).

После овуляции на месте лопнувшего фолликула образуется желтое тело (величиной с горошину), которое выделяет другой гормон — прогестерон. Кроме того, желтое тело выделяет небольшое количество эстрогена. Прогестерон в дальнейшем подготавливает мягкие ткани матки, стимулирует развитие желез и кровеносных сосудов. Это приводит к утолщению ткани матки и образованию рыхлого слоя, в котором может начать развитие оплодотворенная яйцеклетка. Эти изменения матки создают условия для того, чтобы оплодотворенная яйцеклетка прикрепилась к стенке матки и развивалась нормально.

Однако если яйцеклетка не оплодотворяется, то желтое тело дегенерирует и количество прогестерона и эстрогена резко уменьшается, что приводит к менструации. Исследования показывают, что начало менструации больше связано с уменьшением прогестерона, чем с уменьшением эстрогена.

13—25. Роль гипофизарных гормонов. Если гормоны яичника регулируют функцию матки, то что тогда управляет яичниками? Что вызывает развитие фолликула, яйца и желтого тела? Мы можем начать отвечать на эти вопросы с рассмотрения экспериментальных данных.

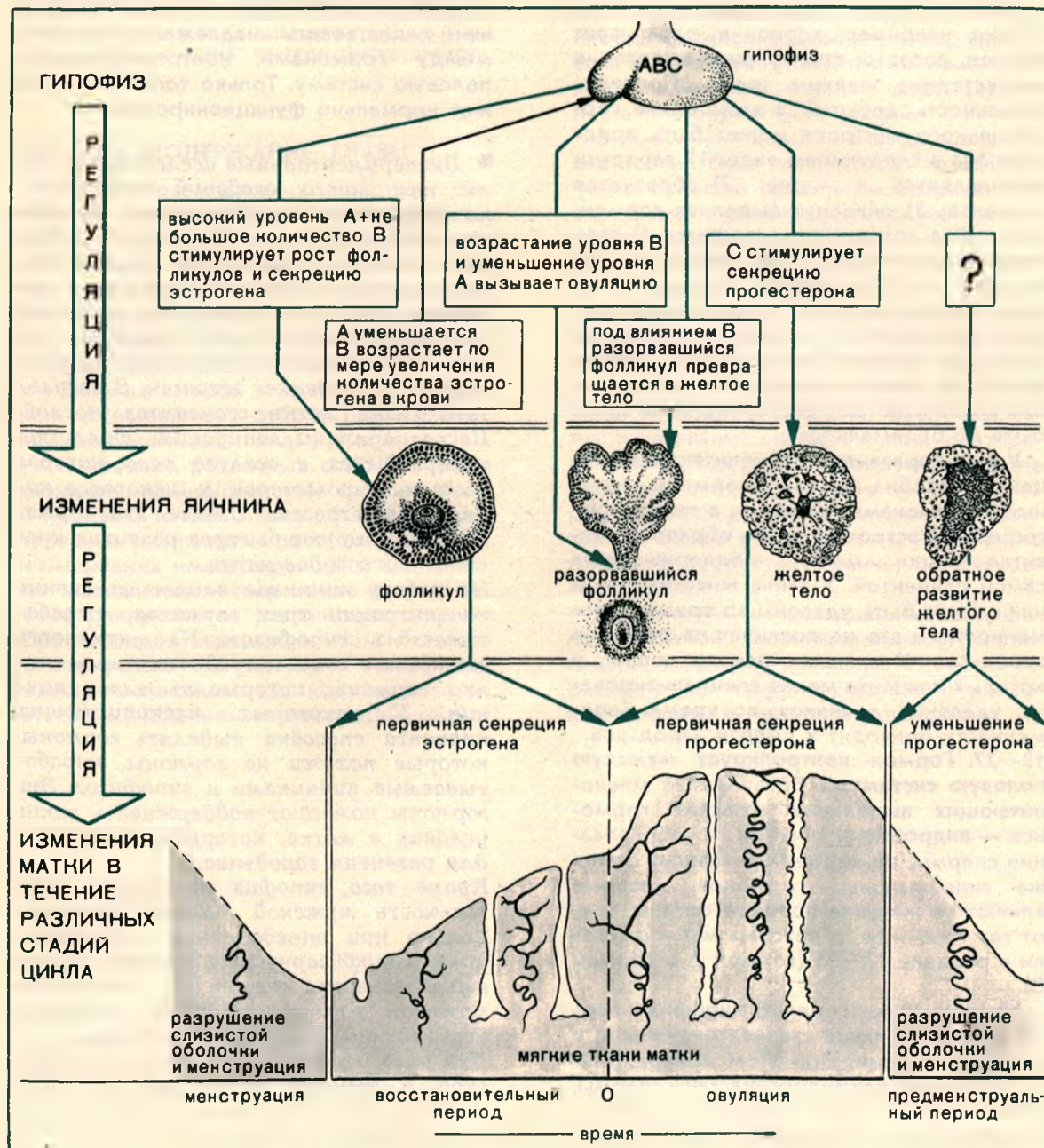
Если у неполовозрелых самок крыс удалить небольшой орган, расположенный у основного мозга, — гипофиз, то яичники этих крыс перестанут нормально развиваться. Более того, если гипофиз удалить у половозрелых самок крыс, то матка и яичники перестанут функционировать. Следовательно, гипофиз влияет как на развитие, так и на функцию яичников и матки.

Другие опыты показали, что между функцией гипофиза и яичниками имеется связь. Гипофиз влияет на яичники, которые в свою очередь регулируют развитие матки. Но и функция яичников частично контролирует работу гипофиза. Эстроген, который выделяется яичниками, временно тормозит деятельность гипофиза. Эту взаимосвязь можно представить в виде единой схемы, как показано на рисунке 13—20.

Сейчас нам известны три гормона гипофиза, которые специфично влияют на яичники и тем самым на всю половую систему. Обнаружено, что эти три гормона ответственны за стимуляцию развития фолликула, овуляцию и образование желтого тела. Работа яичников значительно зависит от концентрации гипофи-

зарных гормонов. Например, если концентрация одного гормона, который для простоты мы назовем А, очень высокая, а другого — В — очень низкая, то рост фолликула стимулируется. Если наоборот, то происходит овуляция, и т. д. Таким образом, стадии полового цикла регулируются не только присутствием или

13—21. Взаимосвязь гипофиза, яичника и матки. Эти органы функционируют, обеспечивая хорошо сбалансированную систему внутренней регуляции.



отсутствием гипофизарных гормонов, но и изменением их концентраций. Эта сложная взаимосвязь показана в виде схемы на рисунке 13—21.

13—26. Гормональное влияние плаценты. Как регулируется работа матки во время беременности и в период, когда ткань матки начинает дегенерировать?

Имеются данные о том, что у некоторых млекопитающих плацента вырабатывает гормоны, которые функционируют подобно гипофизарным гормонам. У человека, например, хорион вырабатывает гормон, который стимулирует выделение прогестерона желтым телом. Последовательность событий в этом цикле гормонального контроля может быть представлена в следующем виде: 1) зародыш приживляется к матке; 2) образуется плацента; 3) плацента выделяет гормон, сходный с гормонами гипофиза; 4) этот гормон стимулирует выделение прогестерона желтым телом; 5) прогестерон поддерживает слизистую оболочку матки; 6) после родов плацента выходит из тела; 7) выделение прогестерона прерывается; 8) ткани матки дегенерируют, и она возвращается в состояние, в котором была до беременности.

У высокоразвитых млекопитающих плацента способна выделять гормоны, сходные с гормонами гипофиза, а также прогестерон и эстроген. Таким образом, развитие матки может поддерживаться самой плацентой. У таких животных яичники могут быть удалены во время беременности, и это не повлияет на развитие зародыша. У низших млекопитающих, у которых плацента менее специализирована, удаление яичников во время беременности приводит к смерти зародыша.

13—27. Гормон контролирует мужскую половую систему. У большинства млекопитающих выделение мужских гормонов — **андрогенов** яичками и образование спермы, по-видимому, зависит от тех же гипофизарных гормонов, которые влияют на женские половые органы, т. е. от тех гормонов, о которых мы упоминали в разделе 13—25 (гормон А и гормон В).

Например, если удалить гипофиз у самца крысы, то яички становятся меньше и менее плотными. При этом прекращается выделение как андрогена, так и спермы. Если в животный организм вводить только гормон А, то сперматозоиды совер-

шенно не развиваются и андроген не выделяется. Если затем вводить только гормон В, то андроген выделяется. По-видимому, сам андроген стимулирует развитие спермы.

Эти данные говорят о том, что нормальная работа мужской половой системы зависит от гипофизарных гормонов. Более того, они указывают на то, что гормоны яичек, так же как и гипофиза, влияют на нормальное развитие спермы. У мужской особи, как и у женской, должен существовать надлежащий баланс между гормонами, контролирующими половую систему. Только тогда она сможет нормально функционировать.

● Экспериментальные исследования дали нам много сведений относительно контроля репродуктивных процессов млекопитающих. У женской особи два важных химических соединения, выделяемые яичниками, вызывают изменения, которые происходят в матке во время менструального цикла. По мере созревания яйцеклетки внутри фолликула он выделяет эстроген. В результате ткань матки становится рыхлой. После овуляции лопнувший фолликул превращается в желтое тело, которое выделяет прогестерон и некоторое количество эстрогена. Вместе эти гормоны стимулируют быстрое развитие кровеносных сосудов матки.

На работу яичников влияет изменение концентрации трех гормонов, вырабатываемых гипофизом. На активность гипофиза в свою очередь частично влияют гормоны, которые выделяет яичник. У некоторых млекопитающих плацента способна выделять гормоны, которые похожи на гормоны, вырабатываемые яичниками и гипофизом. Эти гормоны помогают поддерживать такие условия в матке, которые необходимы для развития зародыша.

Кроме того, гипофиз регулирует деятельность мужской половой системы. Только при определенных концентрациях гипофизарных гормонов яички вырабатывают сперму и выделяют мужской гормон — андроген. Андроген необходим для образования спермы.

Для того чтобы половая система мужской и женской особи работала нормально, необходим баланс между контролирующими гормонами.

◆ Проверьте себя

1. Какие гормоны участвуют в половом цикле женских особей? 2. Как возникают гормоны, которые влияют на половой цикл женщин? 3. Какое влияние оказывает каждый из этих гормонов на половой цикл женщин? 4. Какие экспериментальные данные служат доказательством того, что яичники выделяют гормоны? 5. Какие данные подтверждают тот факт, что гипофизарная железа выделяет гормоны, которые влияют на деятельность яичников? 6. Какие данные указывают на то, что плацента является источником гормонов? 7. Какое вещество, влияющее на мужскую половую систему, выделяется яичками? 8. Какие данные указывают на то, что мужская половая система контролируется гипофизом?

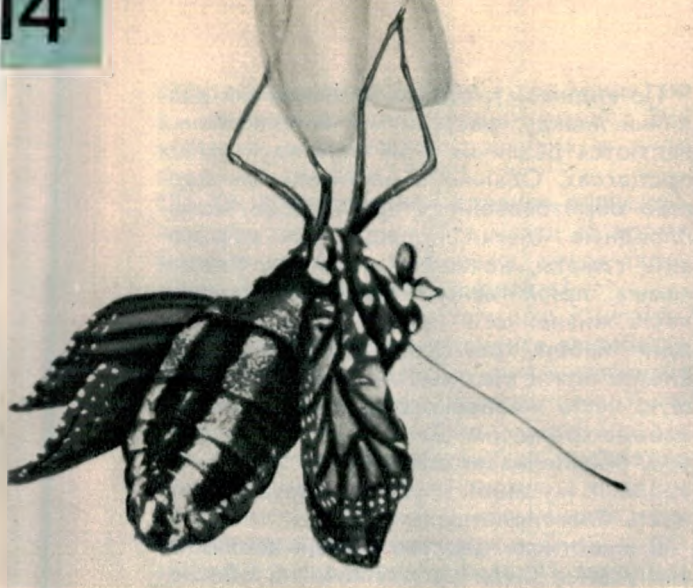
КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Способы размножения животных самые разные, но основные принципы сходны. Разнообразные формы полового размножения преследуют наиболее важную цель размножения — сохранение видов. Половое размножение увеличивает многообразие в популяции вида. Чем больше разновидностей в пределах вида, тем больше шансов к адаптации (благодаря естественному отбору при изменениях окружающей среды). Несмотря на существование различных способов размножения, принципиальные стороны этого процесса имеют много общего. Существование различных способов полового размножения имеет, прежде всего, важное назначение — сохранение вида. Половое размножение увеличивает многообразие видов популяции. Чем больше разновидностей в пределах вида, тем больше возможностей виду адаптироваться к изменениям окружающей среды.

По-видимому, одним из основных различий между растениями и животными являются различия в их репродуктивных процессах. Обычно в растительном царстве образовавшиеся при мейозе моноплоидные клетки, прежде чем образовать гаметы, начинают делиться. Клетки самых примитивных растений большую часть жизненного цикла имеют только один набор хромосом, в то время как клетки почти всех высших растений большую часть жизненного цикла имеют два набора хромосом. Двойной набор хромосом обеспечивает некоторую защиту от вредных мутаций и увеличивает вероятность благоприятных мутаций.

В животном царстве в ходе эволюции все усилия были направлены на обеспечение большей защиты и безопасности зародыша и развивающегося потомства. Такая специализация позволила уменьшить число гамет, вырабатываемых высшими видами. Перечислим те важные особенности полового размножения, которые выработались у организмов в процессе эволюции: различные способы внутреннего оплодотворения; развитие 205 яйца, имеющего твердую оболочку, запас питательных веществ и специализированные зародышевые оболочки; развитие молочных желез, которые обеспечивают родившегося детеныша питанием; развитие зародыша в утробе матери; развитие плаценты и, соответственно, исчезновение желтка.

У многих животных эффективность репродуктивной системы повышается благодаря сложному взаимодействию контролирующих гормонов, особенно у млекопитающих, в частности у человека.



Эта бабочка только что вылупилась из куколки, пройдя серию сложных стадий развития.

*

Развитие

В предыдущей главе вы познакомились с различными способами размножения организмов. Способы размножения представляют собой широкое поле деятельности для дальнейших исследований. Важно, однако, знать, что независимо от способа размножения в конечном счете образуется новый живой организм. Процесс размножения обеспечивает продолжение жизни и вида.

Среди простейших организмов вновь образовавшиеся особи почти сразу похожи на своих родителей. При делении амёбы, бактерий или одноклеточных водорослей родительская клетка как бы исчезает. Ее содержимое делится поровну между двумя новыми клетками, которые похожи на исходную родительскую клетку.

У высших форм процесс полового размножения приводит только к образованию и слиянию крошечных половых клеток — сперматозоидов и яйцеклеток. После оплодотворения эти клетки начинают делиться, расти и превращаются в организмы, похожие на своих родителей. Когда эти организмы становятся взрослыми, они также способны размножаться, и таким образом цепь жизни продолжается из поколения в поколение.

Проблемы развития

14—1. Значение развития. То, что существует процесс развития, было известно еще древним людям. Тем не менее понимание процесса развития прогрессировало очень медленно. У биологов не было возможности серьезно изучать этот процесс, пока не стало известно, что основным кирпичиком живой субстанции является клетка, а процессы развития зависят от глубины наших знаний о структуре и функции клеток.

Гипотеза о том, что сперматозоид и яйцеклетка участвуют в образовании нового организма, не была окончательно установлена до 1827 г. Первые сведения о том, что хромосомы обоих родителей участвуют в развитии новых особей, были получены в 1870—1880 гг. Именно тогда были впервые использованы биологические красители, которые позволили увидеть хромосомы под микроскопом. С тех пор все больше и больше биологов уделяли внимание проблеме развития. Но мы не должны забывать, что, кроме слияния сперматозоида с яйцеклеткой, существуют и другие способы размножения. К ним относятся различные способы бесполого размножения. Однако при любом способе размножения родительский организм вкладывает свою часть в новую особь. Все то, что происходит потом с этой частью, и представляет для нас интерес при изучении процесса развития.

Какие процессы происходят во время развития организма от крошечной оплодотворенной яйцеклетки до взрослой особи? Вот, например, такой, как вы сами. Нетрудно перечислить основные признаки, по которым вас можно отличить от оплодотворенной яйцеклетки. Прежде всего сейчас вы состоите из миллиардов клеток, в то время как оплодотворенная яйцеклетка была одна. Во-вторых, вы во много раз больше, чем оплодотворенная яйцеклетка. В-третьих, вы состоите из множества различных клеток, сгруппированных в различные ткани, органы и системы, в то время как в яйцеклетке, по видимому, ничего этого нет. Эти три основных признака являются результатом трех взаимосвязанных процессов:

1. Клеточное деление. Почти сразу после оплодотворения яйцеклетка начинает делиться, и клеточное деление продолжается в течение всей жизни. Да-

лее, в течение нескольких секунд, которые вы тратите на чтение этих строк, в вашем теле появилось несколько тысяч новых клеток.

2. Рост. Рост обычно служит мерой увеличения количества живого вещества. Это не означает, что организм начинает расти одновременно с момента начала его развития. Но в какой-то момент может начаться бурный рост. Скорость роста организма в целом обычно замедляется, когда организм достигает определенного размера, хотя некоторые части могут расти всю жизнь.

3. Дифференциация. По мере того как клетки делятся и организм растет, клетки все больше и больше начинают отличаться друг от друга. Там, где первоначально была клетка одного типа, появилось несколько. Причем у взрослого организма каждый тип клеток призван выполнять определенную функцию.

Все эти три процесса близко связаны, и мы разделяем их только для наглядности. Развитие включает все эти процессы. Мы можем теперь обратиться к некоторым отдельным сторонам процесса развития и объяснению этих процессов.

14—2. Развитие при бесполом размножении. Независимо от того, развиваются ли организмы из гамет (при половом размножении) или из других частей тела родителя (при бесполом размножении), процессы развития очень похожи. Во всех случаях действуют все три процесса — клеточное деление, рост и дифференциация. Существуют три способа бесполого размножения, при которых из родительской ткани могут возникать новые организмы:

1. Из спор. Обычно жизненные циклы многих растений и микроорганизмов состоят в том, что родительские организ-

мы образуют споры, из которых затем развивается новая особь. На рисунке 14—1 показано облако споровых клеток, которое выбрасывает гриб.

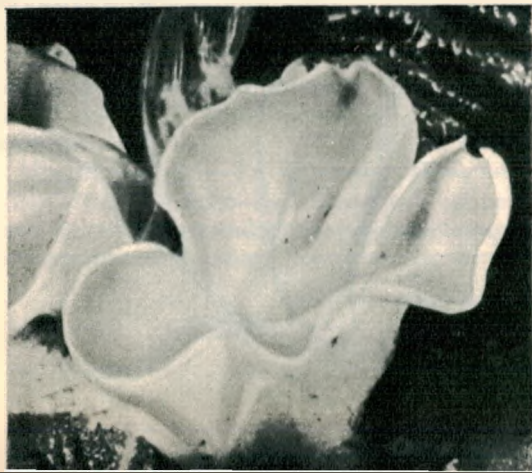
2. Из отдельной части родительского организма. Чарлз Дарвин описал, как сорванный и посаженный в землю лист бегонии дает начало развитию нового растения бегонии с корнями, стеблями, листьями и цветками. Мы все знаем растения, которые могут размножаться таким способом. Из «глазка» в клубне картофеля может возникнуть целое растение картофеля. Из стебля, отрезанного от розы или ивы, могут начать расти корни, которые никогда бы не образовались, если бы стебель оставался на растении. Из такого кусочка стебля может вырасти новое растение. На рисунке 14—2 показан лист растения, по краям которого начинают расти новые растения.

Некоторые животные, как и растения, размножаются бесполом путем, т. е. от тела отделяется больший или меньший участок с последующим развитием из него нового организма. Например, у плоского червя планарии может отделиться часть тела, из которой затем развивается новая голова и внутренние органы, и через некоторое время ее уже нельзя отличить от взрослой особи (рис. 14—3).

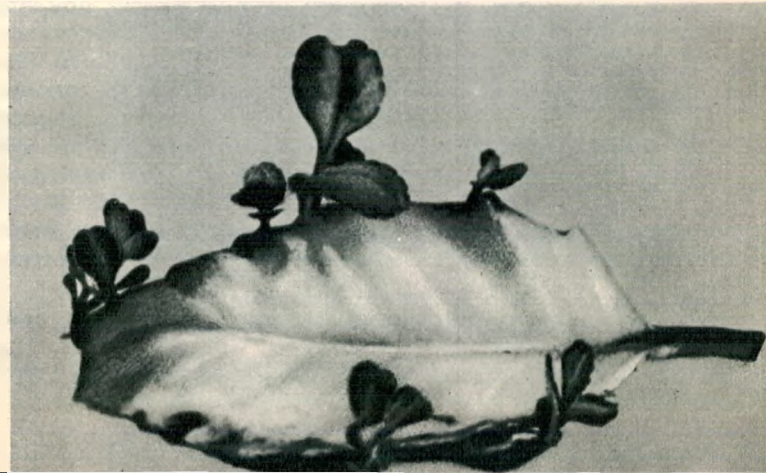
3. Размножение почкованием. Некоторые растения и животные воспроизводят новые особи не делением, а почкованием. Небольшой отросток (почка) перед отделением от родительского организма увеличивается в размере и приобретает форму и функции взрослой особи. У некоторых видов растений, которые размножаются ползучими побегами, вновь образовавшиеся особи не отделяются (рис. 14—4).

207

14—1. Этот гриб высвобождает облачко из сотен тысяч спор, каждая из которых может породить новый гриб.



14—2. Группа новых растений, начинающих расти по краю листа бриофиллума, который был отделен от родительского растения.



Маленькая кишечнорастворная гидра размножается половым путем. Но чаще всего новая особь образуется из какой-либо части взрослой особи почкованием (рис. 14—5).

Почка растет, происходит дифференциация, появляются рот и щупальцы. Затем сходный во всех отношениях с родителем новый организм отделяется и живет независимо.

Среди микроорганизмов таким способом размножаются дрожжевые клетки (рис. 14—6). Этот процесс называется почкованием.

14—3. Развитие при половом размножении. Организмы, которые размножаются половым путем, могут при определенных условиях образовывать гаметы. Последовательность процессов, происходящих при слиянии сперматозоида и яйцеклетки, отличается от процессов, происшедших при развитии почки или при размножении черенками. Но в обоих случаях развитие зависит от основных процессов клеточного деления, роста и дифференциации.

208

У оплодотворенной яйцеклетки нет ничего общего со взрослой особью. Ей предстоит совершить огромное количество делений и многие другие процессы, прежде чем она будет походить на взрослую особь.

При изучении развития оплодотворенного куриного яйца биолог сталкивается с трудностями. Как и все другие яйца, куриное яйцо представляет собой одну

клетку. В этой клетке немногим больше живого, чем в любой другой, хотя она обладает довольно большим размером из-за яичного желтка и белка. Желток служит источником пищи для зародыша. Это вещество неживое, хотя и находится внутри клетки.

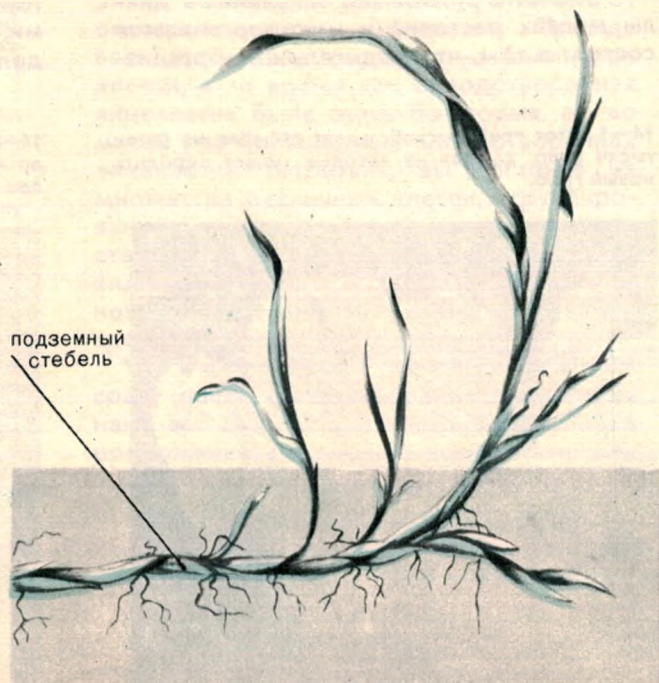
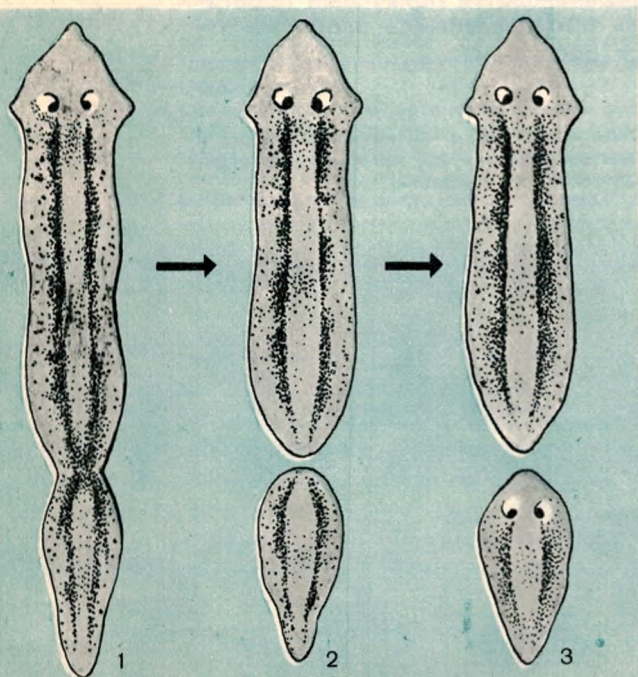
По мере того как яйцо спускается по яйцеводу, организм курицы выделяет белок. Яйцо обволакивается белым протеином (альбумином), вокруг которого образуется скорлупа.

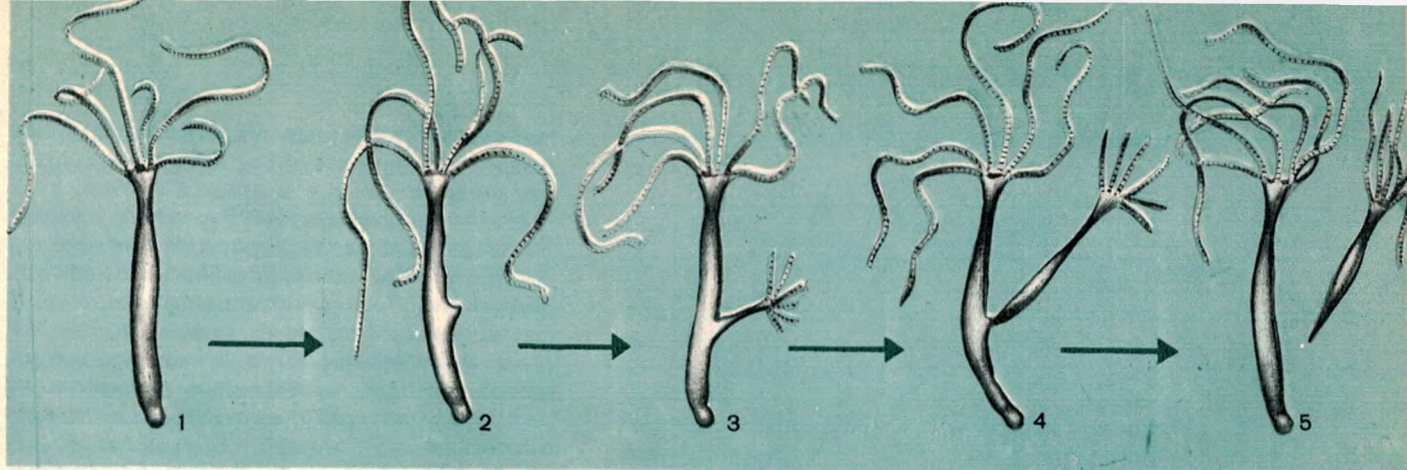
Живой частью куриного яйца является крошечный кусочек на вершине желтка. Сперматозоид проникает и оплодотворяет яйцо, перед тем как оно начнет спускаться по яйцеводу. Из этого небольшого образования на вершине желтка со временем развивается цыпленок, состоящий из миллионов клеток, и все это происходит в пространстве, ограниченном твердой скорлупой. Причем у этого цыпленка не только завершается процесс образования систем органов, перьев, чешуи на лапках и светлых глаз, но, кроме того, начинают проявляться первые поведенческие реакции, клевание, благодаря которому он вылупляется, и отчетливо слышимый писк «пип-пип-пип». Перед биологом стоит проблема объяснения всей этой удивительной последовательности процессов развития.

14—4. Первые попытки объяснить процесс развития. Во времена Аристотеля, т. е. приблизительно 2000 лет назад, не было известно, каким образом из кури-

14—3. Плоский червь планария может делиться на две части, каждая из которых развивается в целого червя.

14—4. Новые особи могут развиваться из побегов, образуемых родительским растением.





14—5. Молодые гидры могут отпочковываться от родительского организма. Позднее они отделяются и живут независимо.

ного яйца вырастает цыпленок, из лягушечьей икры — головастик, а затем лягушка, а из семени — растение. Хотя уже в то время Аристотель предполагал два возможных пути: или организм уже преобразован в половых клетках родителей, или он образуется путем последовательных новообразований.

Первая идея была названа **преформизмом** (предобразованием). Согласно ей предполагалось, что новый организм (будь то цыпленок, головастик или растение) уже преформирован в половой клетке. В этом случае развитие означает просто увеличение размеров организма до тех пор, пока он не вылупится, не родится или не даст ростки. Предполагалось, что развитие идет автоматически, как только половая клетка попадает в надлежащие условия.

Считалось, что у высших форм (например, таких, как млекопитающие) половые органы обеспечивают необходимые условия среды и питания зародыша во время его развития.

В XVIII веке многие научные школы считали, что организмы преформированы в половых клетках. Первоначально не было уверенности в том, где находится преформированный организм — в яйце или сперматозоиде. Сперматозоиды хорошо видимы под микроскопом, и ранние микроскописты (особенно от 1695 до 1750-х годов) считали, что они обнаружили в головке сперматозоида крошечный, окончательно сформированный индивидуум.

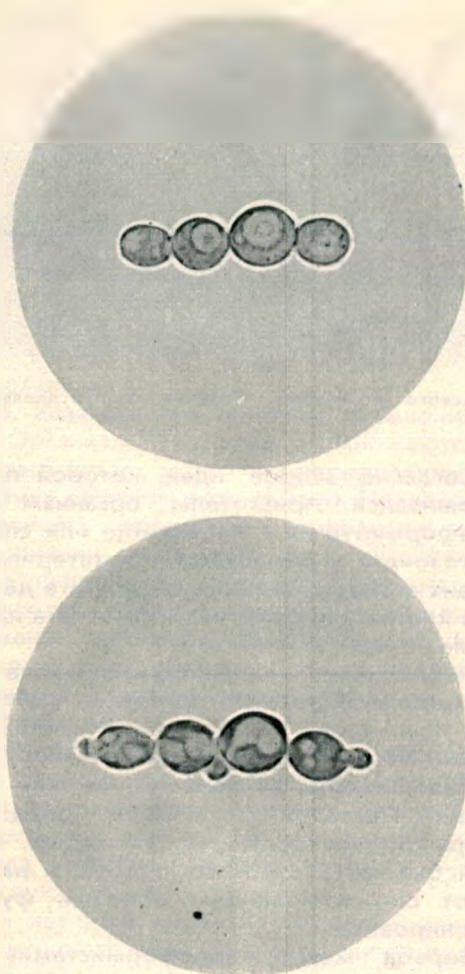
На рисунке 14—7 в человеческом сперматозоиде изображен маленький человечек. В сперматозоиде петуха они «видели» крошечного цыпленка и т. д.

Согласно второй идее, которой придерживался Аристотель, организм не преформируется в яйцеклетке или сперматозоиде, а образуется из материалов обеих половых клеток в результате деления клеток и дифференцировки. Эта идея была названа **эпигенезом**.

Наблюдения над развитием цыпленка помогли Аристотелю прийти к выводу, что цыпленок развивается постепенно, по-видимому, из неорганизованных веществ. Вначале в яйце нет никаких органов. Постепенно каким-то образом формируются органы в тех местах, где они бывают у взрослых особей, и начинают соответствующим образом функционировать.

Борьба между «преформистами» и «эпигенетиками» велась в течение столетия, до тех пор, пока не были созданы лучшие оптические инструменты, пока не стали уделять больше внимания наблюдению и меньше верить описаниям «авторитетов».

Сокрушительный удар идеям преформизма нанесли исследования русского академика К. Ф. Вольфа (1738—1794). На основании своих наблюдений над процессом развития цыпленка он доказал, что в ненасыщенном яйце нет никакого крошечного цыпленка. В то же время тщательное исследование насыщенных яиц показало, что все части и органы зародышей цыплят образуются последовательно заново из более простых элементов в процессе развития и дифференцировки. До сих пор еще его рисунки пользуются заслуженным авторитетом среди биологов. На рисунке 14—8 приведена зарисовка ранней стадии развития цыпленка, взятая из одной его книги.



14—6. Дрожжевые клетки образуют новые клетки путем почкования.

Однако ясно, что процесс развития куриного яйца в инкубаторе или под наседкой совершенно отличен от процесса развития яйцеклетки во внутреннем органе типа матки млекопитающих.

Крупный английский биолог и медик Вильям Гарвей стал известным ученым благодаря своей работе над проблемой циркуляции крови. При Карле I его сделали королевским медиком. Позже он стал интенсивно изучать процесс развития и высказал некоторые идеи относительно происхождения зародышей животных. В своей книге о развитии животных (1651) Гарвей утверждал, что все животные, даже те, которые производят живых детенышей, включая самого чело-

века, происходят из яйцеклетки. Он использовал слово «происходят» в смысле «развиваются».

Но это утверждение Гарвею было не легко доказать. Во-первых, у Гарвея не было микроскопов, чтобы посмотреть яйцеклетку млекопитающего, даже если он понимал, насколько она мала. К счастью для Гарвея, Карл I имел просторные, хорошо ухоженные охотничьи угодья, в которых он особенно любил охотиться на оленей. Гарвей получил разрешение короля исследовать всех убитых во время охоты самок оленя для изучения зародышей. Изучая зародышей самок оленя в различное время после случки, он нашел ранние стадии развития зародыша в матке самки оленя, но ему не удалось уловить самые ранние стадии развития.

В конце концов король разрешил Гарвею поместить дюжину оленей в загон, где их можно было бы наблюдать вблизи. Все приближенные короля заинтересовались его работой. Но опять при вскрытии самок оленя ученому не удалось обнаружить какие-либо доказательства эмбриональной жизни в пределах нескольких недель после случки. Начало развития млекопитающего оставалось неразгаданной тайной.

Попытки других биологов также оканчивались неудачей до тех пор, пока Карл фон Байер не изучил зародышей кролика, у которого гораздо легче изучать ранние стадии. Исследуя ранние стадии развития, он обнаружил небольшие выступы на поверхности яичника. Затем он проделал ту же процедуру при изучении развития у собак и, наконец, впервые исследовал яйцеклетку собаки под микроскопом в 1827 г.

Позже яйцеклетка была обнаружена у других млекопитающих и у человека. Под микроскопом человеческая яйцеклетка по виду ничем не отличается от яйцеклеток других млекопитающих (все яйцеклетки млекопитающих приблизительно одинакового размера). Например, яйцеклетка кита чуть больше яйцеклетки мыши. На рисунке 14—9 показано соотношение размеров яйцеклеток и сперматозоидов нескольких позвоночных.

14—5. С чего начинается развитие? Даже после того как Вольф доказал ошибочность идеи преформации, основной во-

прос процесса развития еще оставался нерешенным. Если зародыш не находится с самого начала в яйцеклетке, то откуда он берется? Изучение самых ранних стадий развития яйцеклетки животных могло бы дать ответ на этот вопрос. В самом деле, существуют организмы, яйцеклетки которых развиваются вне тела матери, и гораздо удобнее изучать их развитие, чем развитие яйцеклеток организмов, которое происходит в утробе матери.

Одна из групп животных, чьи яйцеклетки используются при изучении ранних стадий развития, были иглокожие (в частности, морские звезды и морские ежи). Эти животные производят большое количество яйцеклеток, которые обычно развиваются в открытом море. Однако все стадии развития от оплодотворения и до появления молодых особей морской звезды или ежа можно изучать в лабораторных условиях.

Биологи были удивлены, когда обнаружили, что на ранних стадиях зародыш морской звезды совсем не похож на взрослую особь.

В действительности зародыш морской звезды похож на зародыши других животных, которые развиваются из оплодотворенной яйцеклетки. А раз уж стадии раннего развития зародышей большинства животных во многом сходны, то, следовательно, мы можем изучать их на примере развития яйцеклетки морской

звезды, которая является удобным объектом.

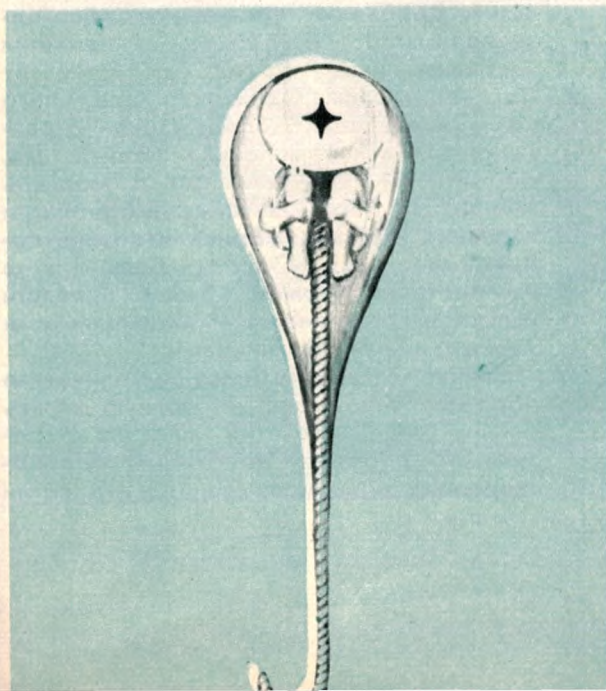
Из предыдущей главы вы узнали, что оплодотворенная яйцеклетка — это одиночная клетка с двумя наборами хромосом (по одному от каждого родителя). После оплодотворения яйцеклетка делится путем митоза на две приблизительно одинакового размера клетки. Важно заметить, что количество живого вещества не увеличивается. Через некоторое время происходит еще одно клеточное деление: каждая из клеток делится на две, приводя к образованию четырех клеток, которые занимают тот же объем, что и оплодотворенная яйцеклетка. Процесс, при котором оплодотворенная яйцеклетка делится на большое количество меньших по размеру клеток, называется дроблением. Процесс дробления продолжается до тех пор, пока исходная оплодотворенная яйцеклетка не становится плотным шариком, состоящим из тысяч клеток.

Ясно, что развитие включает образование огромного количества клеток из одиночной клетки. Каждая новая клетка возникает из предыдущей клетки зародыша благодаря процессу клеточного деления.

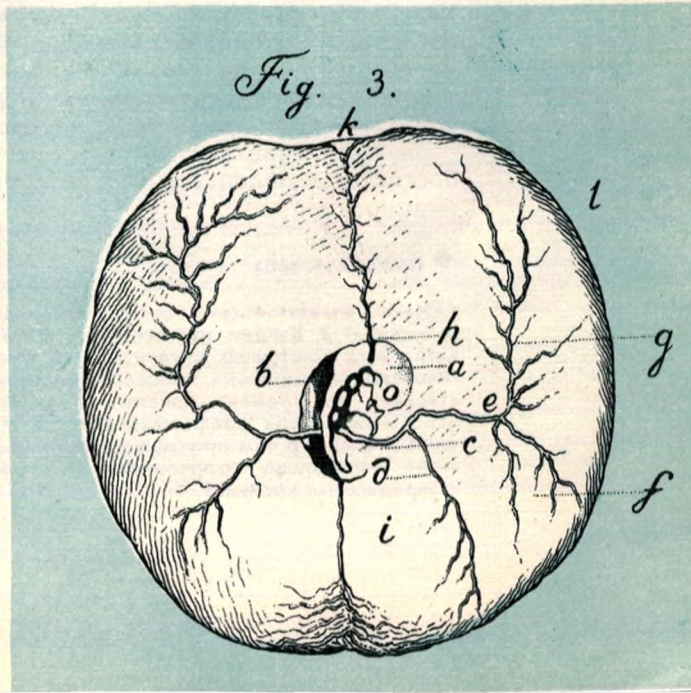
Ранние стадии развития морской звезды были тщательно изучены американским биологом Луисом Агассизом, чьи замечательно выполненные рисунки были опубликованы в 1877 г.

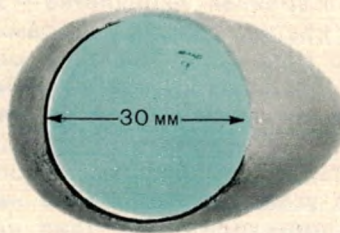
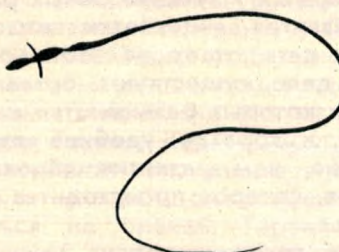

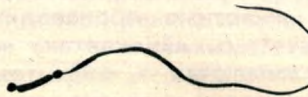




211

14—7. Старинный рисунок «маленького человека» в сперматозоиде, характеризующий представления сторонника преформации (по Хартзюккеру, около 1700 г.).



14—8. Изображение Вольфом ранней стадии развития цыпленка (около 1768 г.).



ЯЙЦЕКЛЕТКИ	СПЕРМАТОЗОИДЫ
<p>ПТИЦА</p>  <p>истинный диаметр 30 мм</p>	 <p>истинная длина 170 мкм</p>
<p>ЛЯГУШКА</p>  <p>истинный диаметр 2 мм</p>	 <p>истинная длина 100 мкм</p>
<p>ЧЕЛОВЕК</p>  <p>истинный диаметр 0.15 мм</p>	 <p>истинная длина 53 мкм</p>
<p>НРЫСА</p>  <p>истинный диаметр 0.07 мм</p>	 <p>истинная длина 189 мкм</p>

14—9. Здесь сравниваются размеры яйцеклеток и сперматозоидов нескольких позвоночных животных и человека.

● Новые живые организмы всегда образуются из существующих организмов того же вида. Родительские организмы передают какую-то свою часть при создании следующего поколения. Эта часть (будь то сперма или яйцеклетка, почки или фрагмент организма) развивается в организм, очень похожий на родителя. Развитие родительских частей достигается делением, ростом и дифференцировкой.

● Проверьте себя

1. Какие известны три способа бесполого размножения? 2. Каковы три основных аспекта развития многоклеточных организмов? 3. Какие две гипотезы относительно процесса развития существовали во времена Аристотеля? 4. На каком основании теория преформации была признана ошибочной? 5. В чем преимущества изучения развития зародышей иглокожего по сравнению с зародышами кролика?

Основные стадии развития зародышей

14—6. Дробление при развитии яйца позвоночных. 1. Человек. Яйцеклетка человека очень похожа на яйцеклетку морской звезды. Однако прошло много лет, прежде чем биологи узнали о развитии зародыша человека столько же, сколько им было известно о морской звезде. На заре изучения эмбриологии человека каждый эмбрион человека получал свое имя и номер. Большинство исследований можно было провести только в содружестве с медицинскими учреждениями и больницами.

Сейчас мы имеем большое количество образцов зародышей и полную запись ранних стадий развития человека. В результате процесса дробления оплодотворенная яйцеклетка делится на сотни



оплодотворенная
яйцеклетка



первое клеточное
деление



второе клеточное
деление



третье клеточное
деление



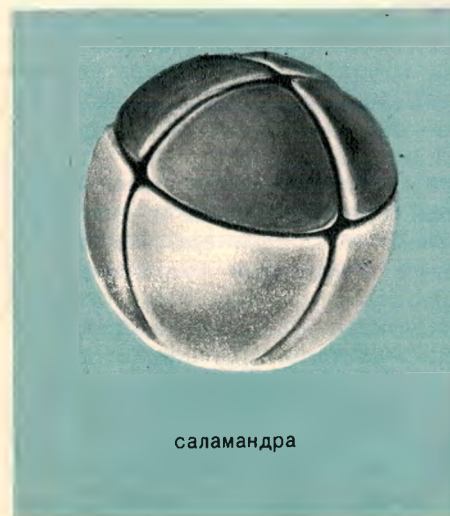
четвертое клеточное
деление



четвертое клеточное деление закончи-
лось, сформировалось 16 клеток

14—10. Оплодотворенное яйцо саламандры расщепляется закономерным образом на ранних стадиях развития. Ход расщепления показан голубыми линиями.

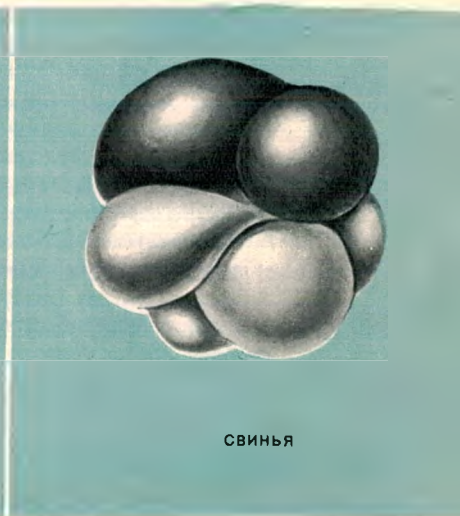
14—11. Хотя количество желтка, содержащегося в яйцеклетках, неодинаково, оплодотворенная яйцеклетка делится на большое число мелких клеток. Восемь клеток формируются в каждом из показанных выше эмбрионов.



саламандра



цыпленок



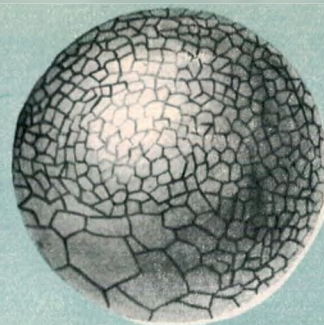
свинья



бластула



бластула



бластула



гаструла



гаструла



гаструла

14—12. Сравнение стадий бластулы и гастролы у трех значительно различающихся животных: морской звезды (беспозвоночное), ланцетника (примитивное хордовое) и лягушки (позвоночное).

мельчайших клеток. Впоследствии из определенной части этих клеток начнет развиваться зародыш, а из других развиваются оболочки, которые создают условия для внутриутробной жизни. Сходство ранних стадий развития человеческого зародыша с морской звездой очевидно. И несмотря на это в последующем из одной яйцеклетки развивается иглокожий обитатель океанского дна, а из другой человек.

2. Амфибии. Большой интерес представляет изучение яиц лягушек и саламандр. Эти яйца значительно большего размера, чем яйца морского ежа, и, кроме того, их развитие происходит целиком вне организма. У них нет плотной оболочки, как у яйца курицы, хотя запасы пищи (желтка) не так уж малы.

Яйца амфибий подвергаются дроблению почти такому же, как и яйца морской звезды. Желток в яйцах амфибий до некоторой степени препятствует клеточному делению, и потому дробление в верхней половине идет значительно быстрее, чем в нижней, которая запол-

нена желтком. Но яйцо делится на большое количество клеток, как показано на рисунке 14—10.

3. Птицы. Процесс дробления яйца у птиц еще более ограничен из-за наличия большого количества желтка. У морской звезды, амфибий и людей зародыш, будучи еще совсем молодым, начинает питаться за счет матери. Поэтому у них нет необходимости в большом количестве желтка. Однако для зародыша птицы вся пища, необходимая для развития до момента вылупления, должна быть заключена в яйце.

Живая часть яйца птицы расположена на одной стороне, рядом с клеточной мембраной, т. е. там, где начинается дробление. Клеточные мембраны не сокращают объема яйца, и на верхней части желтка образуется слой клеток. Эта стадия соответствует стадии образования упругого шарика у других форм.

В то время как яйцеклетка спускается по яйцеводу, начинается дробление, и молодой зародыш продолжает свое развитие в верхней части желтка после

кладки яйца. Зародыш развивается в верхней части желтка потому, что поначалу желток тяжелее, чем живой зародыш. И только позднее в процессе своего развития эмбрион окружает желток и поедает его. На рисунке 14—11 показаны стадии дробления у амфибии, птицы и млекопитающего. Заметьте, что клеточные деления у каждого организма происходят довольно регулярно. Каковы причины наблюдаемых различий?

14—7. Образование полости у ранних зародышей животных. В результате деления клеток образуется шаровидная масса клеток, в центре которой или под ней появляется полость. Эта полость образуется ненадолго. Но важно то, что на этой стадии возможно образование ряда складок, которые характеризуют развитие зародыша. На этой стадии эмбрион называется **бластулой**. Полость бластулы заполняется жидкостью.

По мере развития строение зародыша усложнялось, и поэтому биологи стали искать новые специальные методы для его изучения. Простое наблюдение больше не удовлетворяло их. Обычно в этих сериях работ исследователи брали умерщвленный зародыш на определенной стадии развития и затем готовили тонкие срезы. После этого биологи (эмбриологи) помещали эти срезы на предметное стекло, прокрашивали и изучали, что произошло внутри зародыша.

Когда биологи делают срез зародыша в стадии бластулы, они видят центральную полость, окруженную слоем клеток. На этой стадии зародыш состоит только из одного слоя клеток. Все клетки контактируют с внешней средой, и поэтому в процессе дыхания происходит прямой газообмен с внешней средой.

Почти сразу после образования один из участков клеточной стенки бластулы прогибается, причем процесс этот обусловлен активным движением клеток. Зародыш, образовавшийся в результате такого передвижения клеток, называется **гастроулой**. На этой стадии он похож на мягкий резиновый мячик, на который вы надавили большим пальцем.

На рисунке 14—12 показаны зародыши трех различных организмов на стадии бластулы и гастроулы. Обратите внимание на то, что впячивание у гастроулы лягушки несколько смещено от центра. Это связано с тем, что желток имеет доволь-

но большую массу и препятствует движению клеток.

Полость гастроулы является одновременно и полостью зародыша, так как она сохраняется на все время развития. Затем она становится полостью пищеварительной системы: из нее образуется трубка, которая тянется до переднего края зародыша. Там она разрывается и, соединяясь с внешним клеточным слоем, образует рот животного. Теперь зародыш похож на «трубку внутри трубки». **14—8. Первичные клеточные слои у животных.** На стадии гастроулы зародыш состоит из двух слоев клеток. Наружный слой клеток зародыша называется **эктодермой** (что означает «внешний покров»). Внутренний слой называется **энтодермой** (что означает «внутренний покров»). Из энтодермы развивается внутренний слой, выстилающий полость пищеварительной системы от рта до анального отверстия. Из части эктодермы впоследствии развиваются кожа, волосы и, кроме того, эмаль зубов. Из остальной части эктодермы образуется нервная система, которая сначала развивается вне, а затем оказывается внутри тела.

Биологи предположили, что клетки зародыша во время развития обладают способностью двигаться в зародыше и во внутренней среде зародыша во время развития. Однако такие клеточные движения невозможно было наблюдать до тех пор, пока не были созданы эффективные методы исследования. Биологи нанесли небольшие кусочки безвредного красного и голубого красителей на поверхность развивающихся яйцеклеток амфибии. Когда в более поздней стадии развития из зародыша приготавливали срезы, можно было обнаружить разнообразные цветные пятна в различных частях внутренних органов. Такие же опыты были проделаны с зародышами цыпленка. Только в этом случае на зародыш наносили кусочки древесного угля и затем следили за их движением по мере развития цыпленка.

Между внутренним и внешним слоями клеток образуется третий слой клеток. Он называется **мезодермой**, или «средним слоем». Этот слой возникает различными путями у разных животных, но во всех случаях из него развиваются внутренние органы. У человека из мезо-

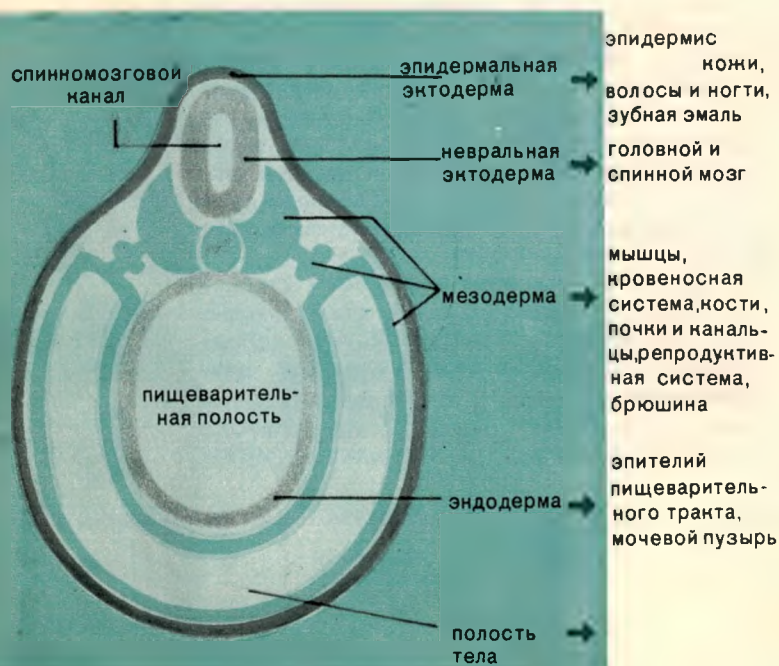
дермы развиваются мускулы, органы выделения, половые органы, скелет, большая часть пищеварительной системы, кровь и все части системы кровообращения, включая сердце (рис. 14—13).

Эти три первичных клеточных слоя зародыша иногда называют «зародышевыми слоями», так как они содержат зачатки всех тканей и органов взрослого организма. На рисунке 14—14 приведены сравнительные данные последовательного развития яйцеклетки различных животных. Внимательно проследите за развитием каждого позвоночного, а потом сравните пути их развития.

14—9. Развитие растений. Хотя растения выработали совершенно иные механизмы размножения, основные этапы развития зародышей у них по сути те же самые. У высших растений новая особь зарождается тогда, когда в семяпочке ядро спермы пыльцевого семени соединяется с ядром яйцеклетки (глава 13). Последующее деление яйцеклетки дает начало тканям, а затем и органам.

216 Как и развитие цыпленка, начинающееся еще до кладки яйца, развитие растения начинается почти сразу после оплодотворения. В большинстве случаев маленький зародыш начинает развиваться, когда он еще прикреплен к родительскому растению женского пола. Зародыш окружается специальными органами, которые защищают его и служат источником пищи во время роста. Эти органы,

14—13. На этой диаграмме показаны три первичных клеточных слоя типичного эмбриона позвоночного животного и некоторые структуры зрелого животного, продуцируемые ими при развитии.



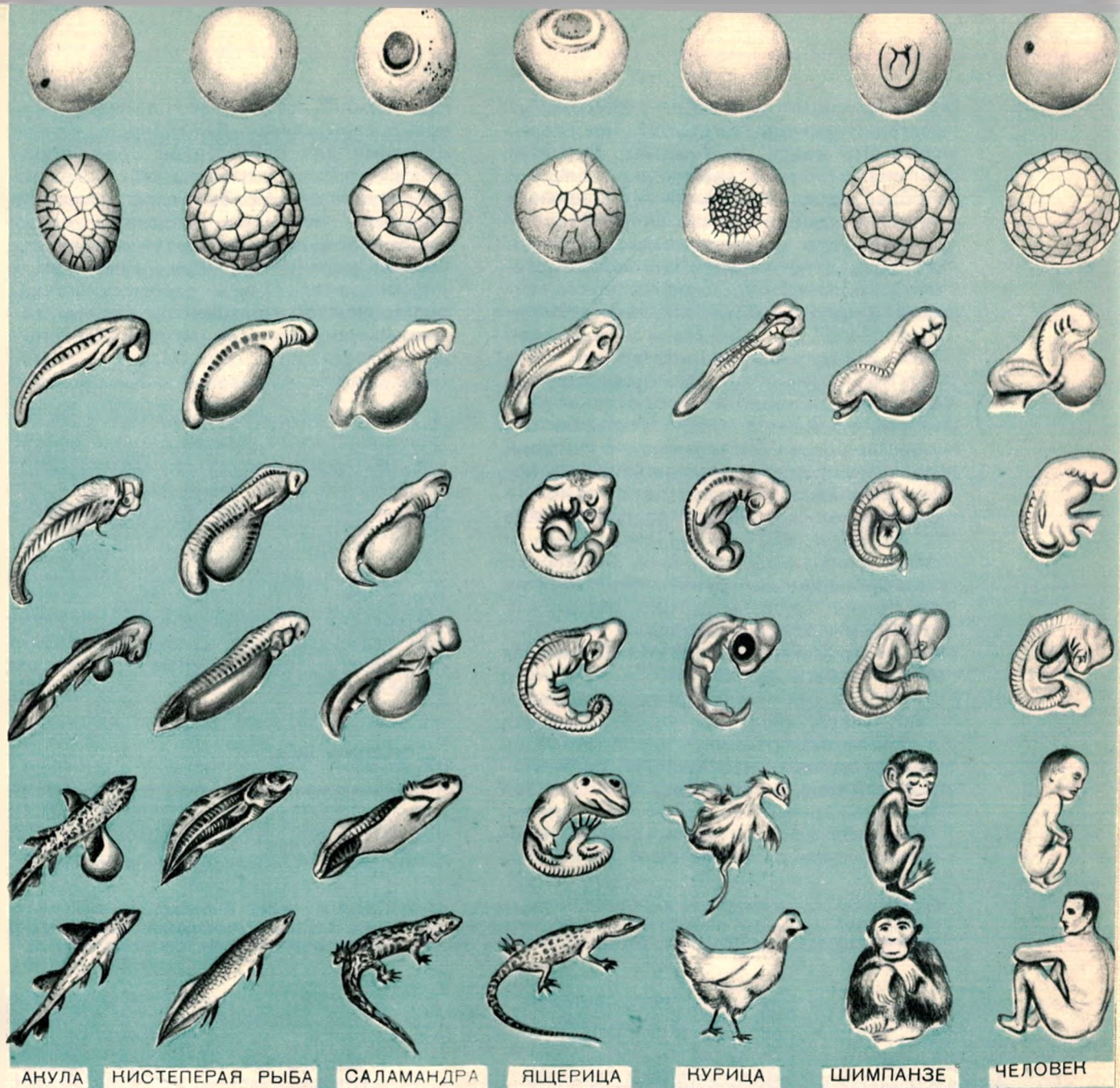
называемые **семядолями**, характерны для семян высших растений. Некоторые растения имеют одну семядолю в семени; эти растения называются односемядольными растениями, или **однодольными**.

К однодольным растениям относятся почти все злаки, а также лилии и орхидеи. Двусемядольные растения, или **двудольные**, такие растения, у которых семя имеет две доли. К двудольным растениям относятся большая часть высших растений, все бобовые (бобы, горох), обычные деревья и кустарники (за исключением некоторых вечнозеленых растений), большинство декоративных и овощных растений.

Если посадить семя боба, то при благоприятных внешних условиях (температура, наличие кислорода, влажность) оно прорастет. У зародыша на этой стадии можно легко различить три части: зародышевый росток, зародышевый корень и доли (рис. 14—15). Доли прикрепляются к тому месту растения, где соединяются росток и корень. В долях содержится достаточное количество питательных веществ, для того чтобы обеспечить рост молодого растения, пока оно само не начнет синтезировать себе пищу путем фотосинтеза. Из зародышевого ростка, т. е. из той части растения, которая расположена выше семядолей, впоследствии развивается большая часть стебля, листьев, а позднее цветки и плоды. Из зародышевого корня, т. е. из части растения, которая расположена ниже семядолей, развиваются корни растения.

На рисунке 14—16 показано, каким образом зерно злака вырастает в молодое злаковое растение. Какие различия между этими двумя растениями? При рассмотрении этого вопроса следует иметь в виду два положения. Во-первых, ясно, что зародыш растения не существует в семени, а развивается из оплодотворенной яйцеклетки растения. Семя представляет собой структуру, обеспечивающую защиту и питание молодого зародыша, пока он не сможет начать самостоятельную жизнь.

Во-вторых, имеется много различных типов раннего развития, точно так же как имеется множество типов развития животных. В качестве примера на рисунке 14—17 приведены последовательные стадии прорастания семени боба.



14—14. Сравнение развития различных позвоночных.

14—10. Рост тканей у зародышей растений. У зародышей растений, как и у животных, почти сразу после оплодотворения начинают образовываться слои клеток — так называемая первичная ростовая ткань, из которой впоследствии развиваются специализированные ткани. В первичных ростовых тканях очень быстро идет митоз, вновь образовавшиеся клетки выталкиваются, приводя к росту

в высоту и в ширину. У растения из этой же ткани развиваются специальные структуры, такие, как листья и цветы, эти области роста называются **меристемами**. Все ткани растения образуются из этих меристем.

На концах стеблей и корней находится очень важный тип меристемы. Эта верхушечная меристема ответственна за увеличение длины стеблей и корней.

В наружном слое стебля у двудольных растений находится другой тип меристем. Это ткань, называемая камбием. Он ответствен за увеличение толщины стеблей (рис. 14—18). У однодольных растений камбий обычно отсутствует.

Необычное местоположение камбия и его роль в жизни растения можно рассмотреть на примере одного дерева секвой в роще, расположенной в Калифорнийском государственном заповеднике. Это дерево издавна трудно отличить от других нормальных деревьев. Однако если подойти к этому дереву поближе, оказывается, что в основании его имеется огромная пустота, в которой можно свободно разгуливать. А если посмотреть вверх, по центру ствола, можно увидеть голубое небо. У дерева высохла и частично разрушилась сердцевина и остался лишь наружный слой. Это дерево назвали «деревом-трубой». Несмотря на отсутствие сердцевины, оно растет, как и другие гигантские секвойи.

218 Как это могло произойти? Центральная часть любого дерева, особенно такого большого, как гигантская секвойя, неживая. Ткани, когда-то образовавшиеся в стволе и служившие для проведения воды и минеральных веществ, со временем отмерли, и теперь эту функцию выполняют другие, более молодые ткани. Функционирующая часть ствола находится вблизи от внутреннего слоя коры,

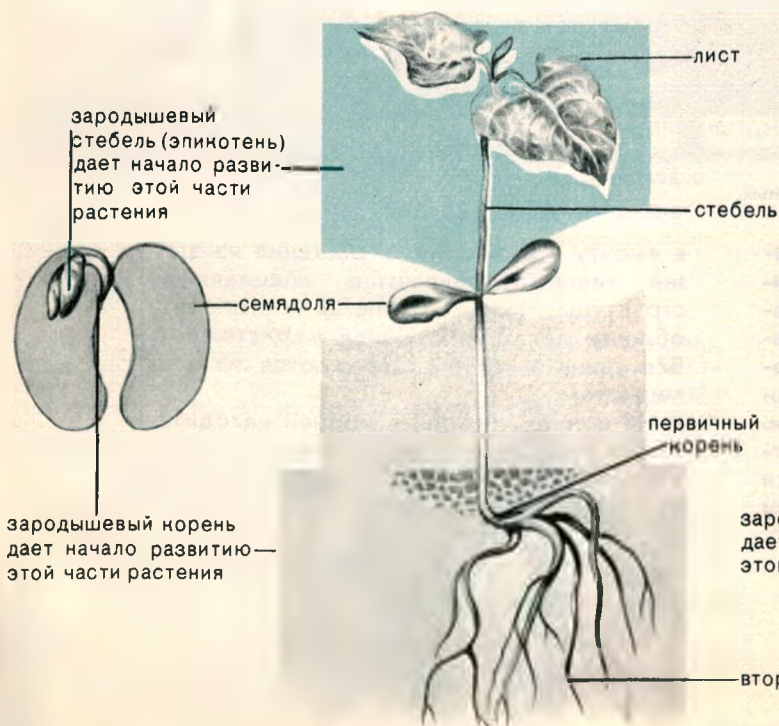
где камбий продолжает образовывать новые слои клеток. Ежегодно в благоприятный для роста сезон года образуются новые слои клеток, как показано на рисунке 14—19. Эти слои называют годовыми кольцами. Подсчитав число таких колец, человек может определить возраст дерева. Некоторые мамонтовые деревья, если судить по числу колец, росли еще во времена правления вавилонского царя Хаммурапи (1800 г. до н. э.).

● Процесс развития животных и растений имеет много общего. Однако различие эволюционных путей каждой группы привело к созданию различных типов организмов. На ранних стадиях развития животных происходит образование первичных ростовых тканей. Из этих тканей развиваются определенные структуры. В развивающемся зародыше растения тоже образуются первичные ткани растения, из которых в итоге образуются специфичные структуры взрослого растения.

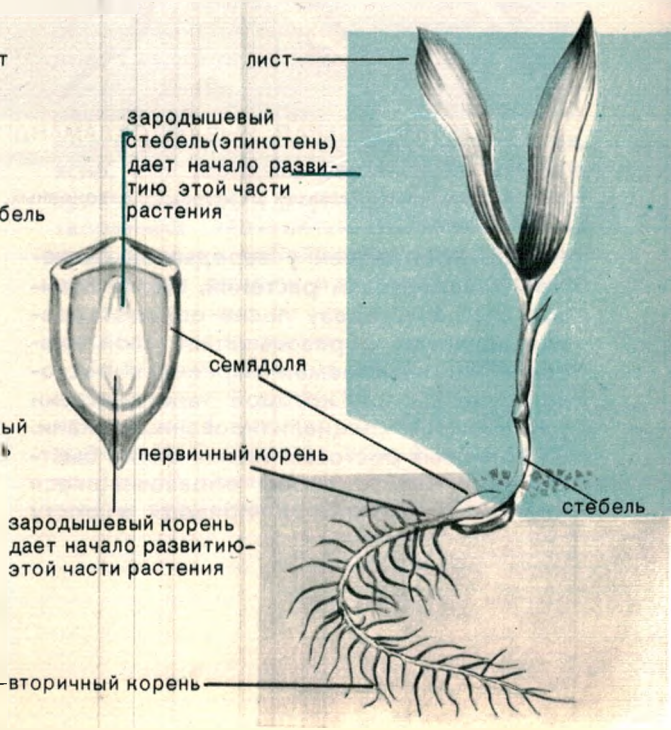
◆ Проверьте себя

1. Что такое дробление? 2. Что такое бластулярная стадия зародыша? Чем она отличается от гаструлярной стадии зародыша? 3. Какое значение в организме имеют эктодерма и энтодерма? 4. Что такое меристемная ткань растений?

14—15. Семя боба состоит из зародыша растения и двух семядолей. Этот рисунок показывает связь частей семени с развитием молодого растения.



14—16. Хлебное зерно включает зародыш растения и единственную семядолю. Этот рисунок показывает, как растение возникает из зерна.



Гипотезы, объясняющие процесс развития

14—11. Экспериментальный подход. Процесс развития представляет собой сложную последовательность событий, включающих клеточное деление, рост и наиболее трудный для понимания процесс дифференциации. Биологи потратили много времени, чтобы проследить за изменениями организма в процессе развития. В первой части этой главы мы познакомимся с основными этапами процесса развития.

Ясно, что описание последовательных этапов развития организма еще не объясняет того, как это развитие происходит. Каким образом лягушачья яйцеклетка превращается сначала в головастика, а затем в лягушку? Как из семени боба вырастает растение?

Биологи не могли ответить на эти вопросы, пока не стало ясно, что ключом к пониманию этих явлений является изучение тех процессов, которые происходят при нарушении нормального развития.

Иногда природа сама «вмешивается» в нормальное развитие, и тогда из нормальных яйцеклеток или нормальных семян могут развиваться самые необычные формы.

Экспериментальное изучение процесса развития началось к концу XIX века,

когда биологи разработали методы нарушения нормального развития.

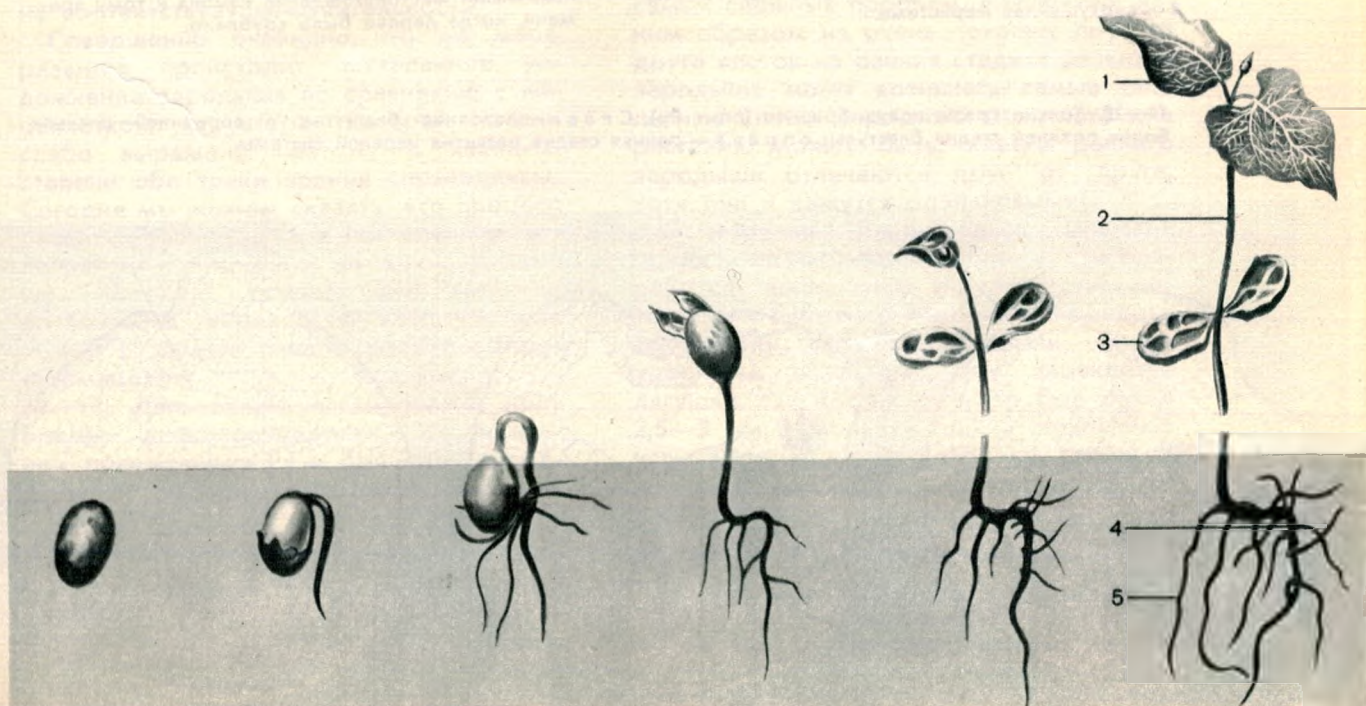
14—12. Опыты Ру и Дриша. Одним из первых исследователей, поставивших опыты по исследованию процесса развития, был Вильгельм Ру. Он считал, что оплодотворенная яйцеклетка должна иметь весьма высокую организацию, которая почти всегда позволяет развиваться в тот же организм, что и организм родителей. Исходя из этого, Ру сделал вывод, что потенциальные возможности развития зародыша (например, лягушки) должны быть заложены в структурных компонентах яйцеклетки. Если это так, образуются ли правая и левая половины зародыша из соответствующих клеток после первого деления оплодотворенной яйцеклетки лягушки?

Опыт, поставленный Ру в 1888 г. для проверки этой идеи, был довольно простым. После того как оплодотворенная яйцеклетка лягушки разделилась пополам, он убивал одну из клеток, проткнув ее мембрану горячей иглой. Другая клетка оставалась здоровой и продолжала делиться. Из нее образовалась половина зародыша (рис. 14—20). В некоторых опытах зародыш имел только головную часть, в других хвостовую, иногда правую половину, иногда левую. Важно то, что в этом случае Ру ни разу не получил нормального целого зародыша.

Опыты, в которых из здоровой клетки

219

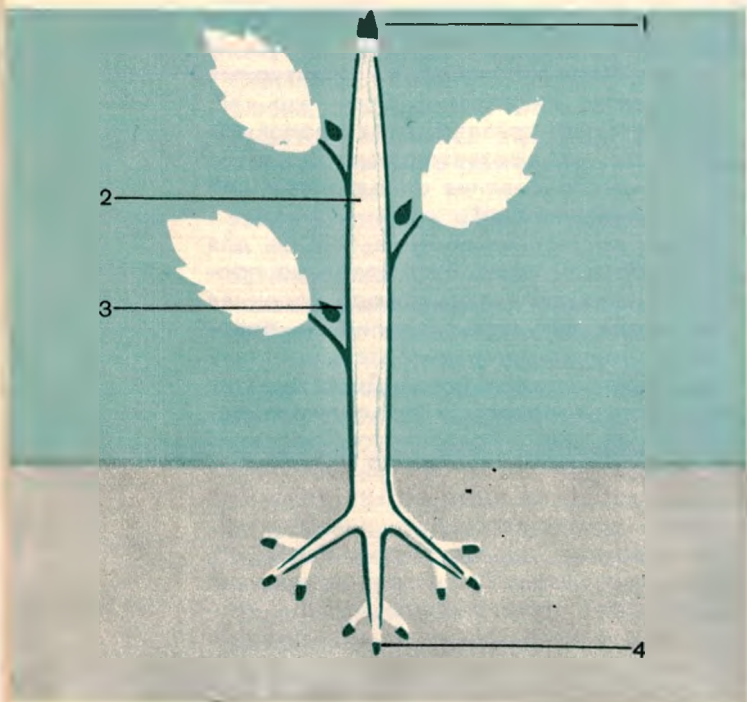
14—17. В подходящих условиях семя боба будет прорастать и молодой зародыш будет развиваться в зрелое растение, способное к независимому существованию, в конечном итоге produцирующее цветки, плоды и новое поколение семян: 1 — лист; 2 — стебель; 3 — семядоля; 4 — первичный корень; 5 — вторичный корень.



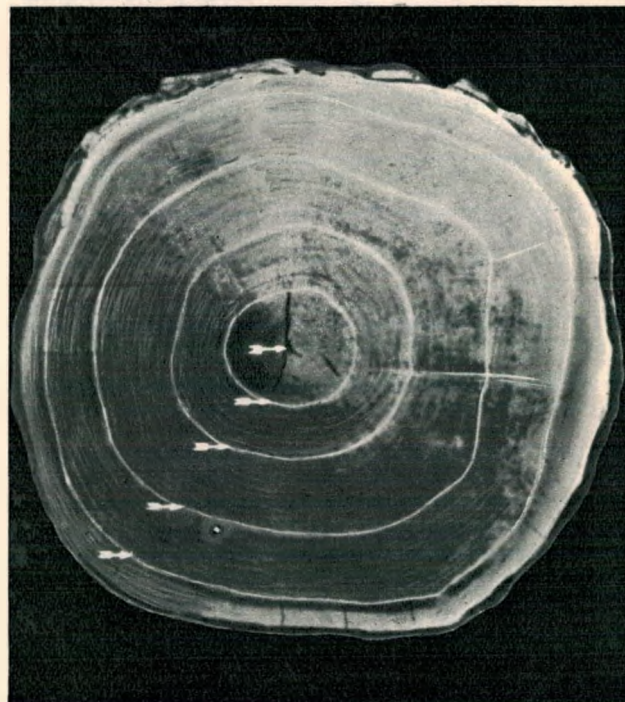
образовывалась левая половина зародыша, по-видимому, означали, что именно эта клетка обладала невидимой потенциальной силой образовывать половину зародыша. Поэтому могло казаться, что зародыш как бы «предсуществует» в яйцеклетке. Яйцеклетка была не в состоянии изменить свою организацию с тем, чтобы образовать целый зародыш из половины яйцеклетки. Результаты опытов

Ру были настолько поразительными, что аналогичные опыты стали ставить и другие биологи.

Ганс Дриш поставил аналогичные опыты, но на другом объекте. Он изучал двухклеточную стадию оплодотворенной яйцеклетки морского ежа и морской звезды (рис. 14—21). Яйцеклетки морского ежа видны только с помощью микроскопа. В своих опытах Дриш просто отде-

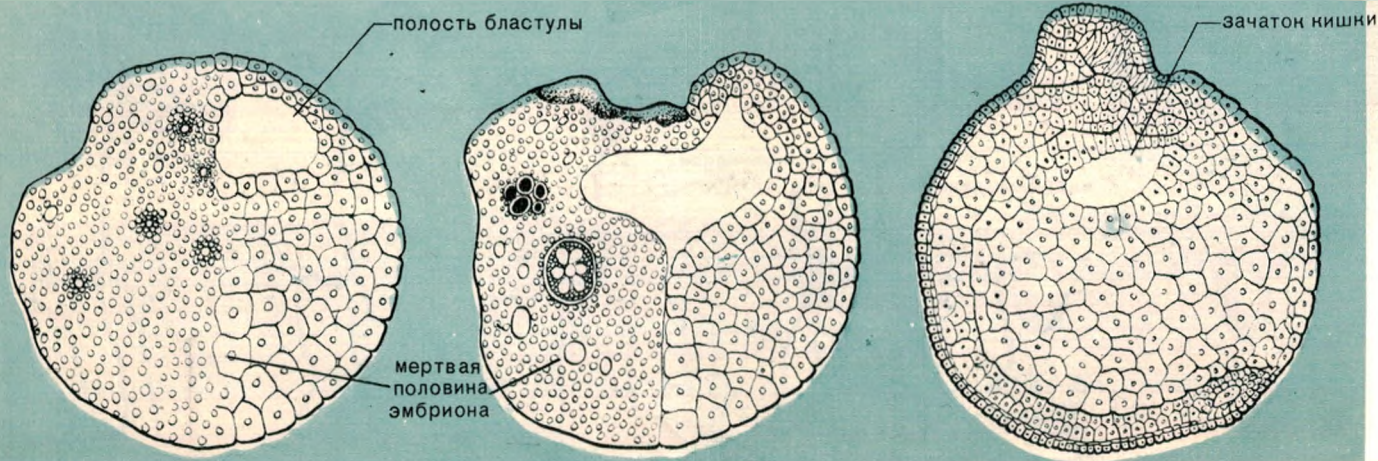


14—18. На диаграмме показаны первичные ростовые ткани у двудольного растения: 1 — верхушечная меристема; 2 — камбий; 3 — почка; 4 — верхушечная меристема.



14—19. На этом поперечном сечении ствола секвойи видны сотни годовичных колец. Стрелка показывает местонахождение камбия к тому времени, когда дерево было срублено.

14—20. Тонкие срезы полуэмбрионов (опыт Ру). Слева — половина бластулы; в середине — рисунок более поздней стадии бластулы; справа — ранняя стадия развития нервной системы.



лял клетки друг от друга, а не убивал одну из них, как это делал Ру. Он ожидал, что из каждой клетки образуется половина морского ежа. На самом же деле из половины оплодотворенной яйцеклетки развивалась целая особь. Из каждой клетки вырастали нормальные морские ежи.

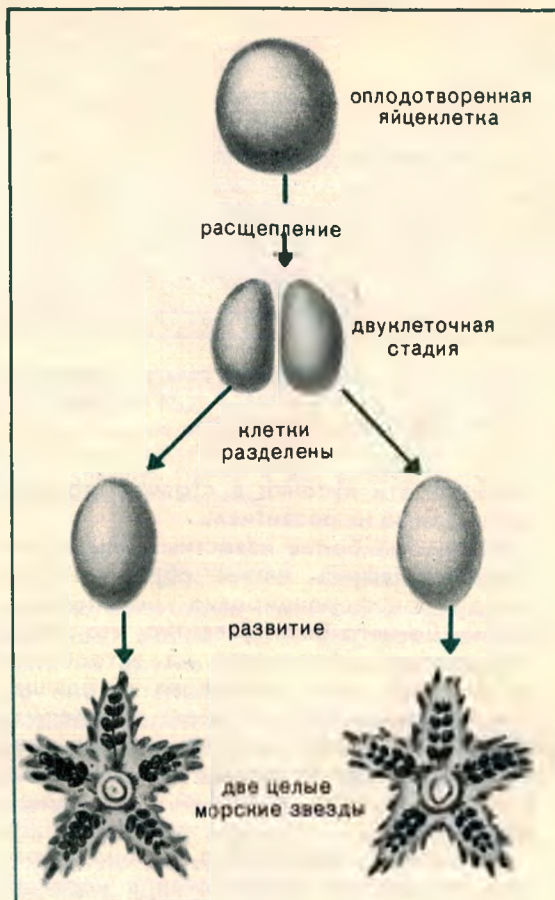
Тут исследователи столкнулись с прямо противоположными данными. Кто же был прав — Ру или Дриш? Наличие противоречивых данных вынудило ученых повторить опыты. Современные биологи, повторяя опыты Ру, обнаружили, что иногда из половины яйцеклетки лягушки может развиваться целая лягушка. Оказалось, что результаты опыта зависят от метода его постановки.

Дальнейшие наблюдения над развивающимися яйцеклетками лягушек показали, что плоскость первого клеточного деления не всегда находится в одном и том же месте. Иногда в одной из двух клеток оказывается все необходимое для образования целого зародыша либо из оставшейся части может образоваться только половина зародыша.

Эти опыты еще раз подтверждают тот факт, что ни идеи преформизма, ни идеи эпигенезиса не дают правильного объяснения процесса развития. Бесспорно, что в яйцеклетке имеется какая-то организация до оплодотворения. В этом смысле зародыш существует в яйцеклетке. С другой стороны, утверждение ранних преформистов о том, что развитие крошечного зародыша сводится лишь к увеличению размеров и что все важные структуры уже присутствуют в гамете, не соответствует действительности.

Совершенно очевидно, что по мере развития происходит постепенное усложнение зародыша по сравнению с яйцеклеткой, структура которой очень слабо выражена, поэтому в какой-то степени обе точки зрения справедливы. Сегодня мы можем сказать, что процесс развития заключается в постепенном усложнении структуры и функции зародыша (эпигенез); основой его является организация яйцеклетки, которую она имеет с самого начала развития (преформация).

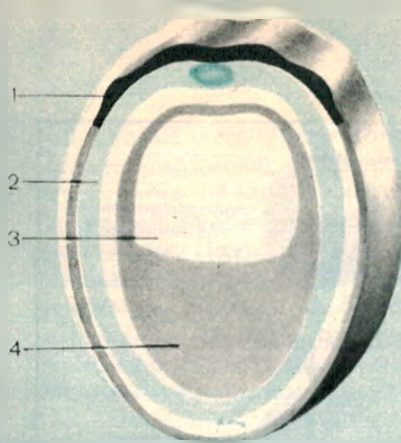
14—13. Дальнейшее исследование проблемы дифференцировки. Исследования, проведенные Ру и Дришем, способствовали решению некоторых проблем



14—21. Разделив клетки двуклеточной стадии развития морской звезды, Дриш нашел, что каждая клетка развивалась в целую морскую звезду.

развития. Однако проблема дифференциации до сих пор считается одной из самых сложных проблем. Непонятно, каким образом из очень похожих друг на друга клеток на ранних стадиях развития зародыша могут возникать самые различные клетки взрослого животного или растения. Может быть, клетки раннего зародыша отличаются друг от друга, хотя они и кажутся одинаковыми?

Остроумные опыты Ганса Шлемана пролили свет на эту проблему. Он разработал специальные хирургические методы для работы с яйцами саламандры. Яйцеклетки саламандры были более удобными объектами, чем яйцеклетки лягушки, так как их диаметр был равен 2,5—3 мм. Используя тонкие стеклянные иглы, Шлеман сумел разрезать зародыш на маленькие кусочки. После этого он



14—22. Схема поперечного сечения эмбриона саламандры: 1 — эктодерма; 2 — мезодерма; 3 — зачаток кишечника; 4 — желток.

помещал эти кусочки в стоячую воду и наблюдал за их развитием.

В своих наиболее известных опытах он пытался выяснить, каким образом происходит дифференцировка нервной системы. До него было известно, что нервная система образуется из эктодермы на верхней части молодого зародыша. При смыкании верхних краев эктодермы образуется полая нервная трубка, передний отдел которой превращается в головной мозг, а задний — в спинной мозг.

Шпемана интересовало, каким образом эти клетки развиваются в нервные клетки, а не в какой-нибудь иной тип клеток.

В одной из серии опытов Шпеман, используя разработанные им хирургические методы, отделил эктодерму от вер-

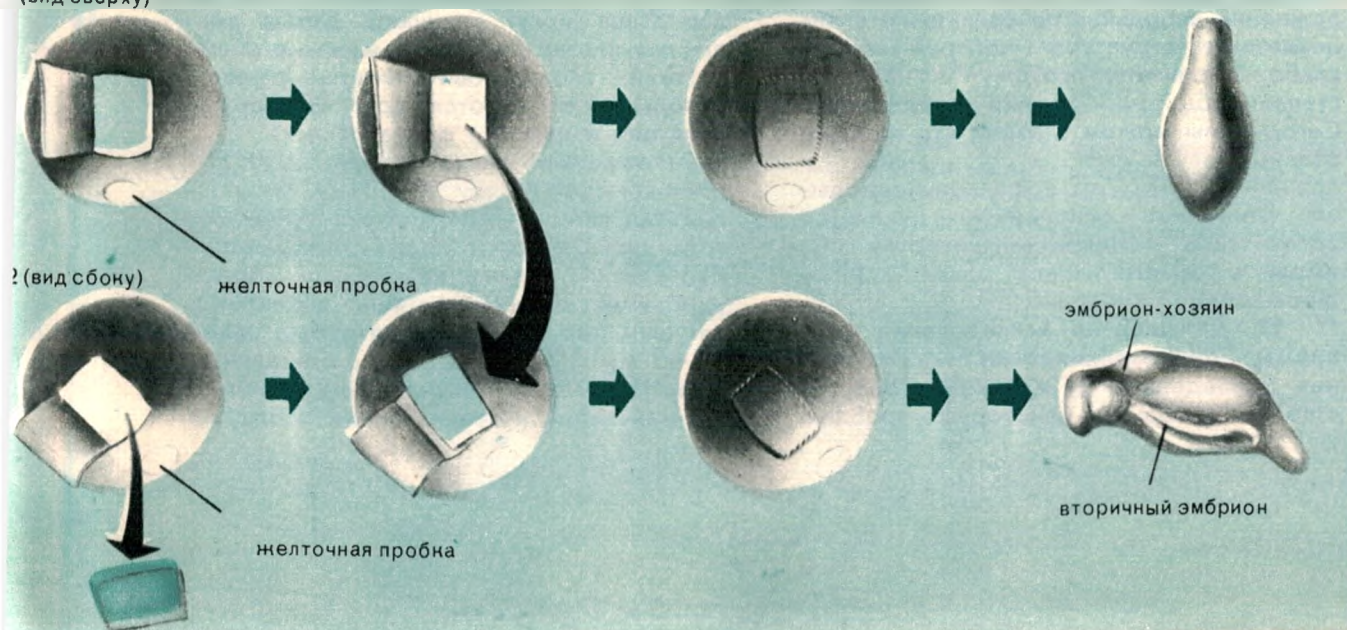
шины раннего зародыша саламандры. Зародыш, у которого была удалена эктодерма, выздоровел и развивался в головастика без нервной системы! И в то же время, довольно странно, но из удаленного кусочка эктодермы не развилось нервной системы. Почему в головастике из этого кусочка развивалась нервная система, а после удаления не развивалась? Удаленная ткань хотя и оставалась здоровой, но в дальнейшем не дифференцировалась и не образовывала нервные клетки. Шпеман пришел к выводу, что для дифференцировки эктодермы в нервную систему необходимым условием является прикрепление ее к зародышу. Это наводило на мысль, что какая-то другая часть зародыша вызывала ее дифференцировку.

Каким образом это можно было бы проверить? Если вы посмотрите на рисунок 14—22, то увидите на изображении поперечного сечения зародыша саламандры слой мезодермы, который залегает под эктодермой. Шпеман выдвинул гипотезу, что эктодерма начинает развиваться в нервную систему под влиянием мезодермы.

Для проверки этой гипотезы Шпеман поставил опыты, в которых он отделял лоскут эктодермы от вершины зародыша. Он не удалял его совсем, а только загибал так, чтобы можно было достать находящуюся под ним мезодерму. Затем он целиком удалял мезодерму и возвращал лоскут эктодермы на исходное место. Однако эктодерма, хотя и

14—23. Ганс Шпеман в эксперименте над эмбрионом саламандры показал, что поверхность мезодермы стимулирует эктодерму к дифференциации с образованием мозга и позвоночника.

(вид сверху)



выживала и выглядела здоровой, не развивалась в нервную ткань. Следовательно, мезодерма может влиять каким-то образом на эктодерму, вызывая образование нервных клеток.

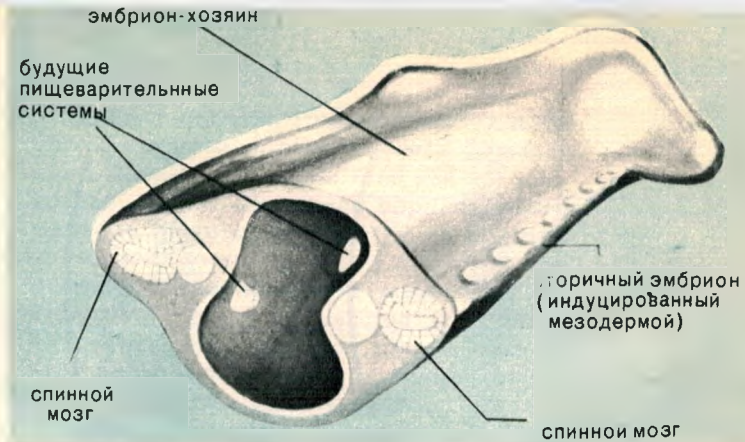
На рисунке 14—23 проиллюстрирован третий опыт Шпемана. Ученый предположил, что если поместить мезодерму под эктодерму, из которой обычно образуется только кожа, то это может привести к тому, что под влиянием мезодермы из эктодермы образуются нервные клетки. В этом опыте Шпеман использовал два зародыша. У первого Шпеман удалил кусочек мезодермы из-под эктодермы, у другого — удалил мезодерму из нижней части. Затем он поместил мезодерму, удаленную от первого зародыша, под эктодерму второго. В процессе развития этого зародыша верхняя часть мезодермы привела к образованию из нижней эктодермы мозга и спинной хорды в желудке. В верхней части того же зародыша мезодерма привела к образованию из верхней части эктодермы обычного мозга и спинной хорды.

Так был получен зародыш типа «сиамских близнецов» (рис. 14—24). Верхняя часть представляет собой часть нормального головастика, а в нижней части имелся второй зародыш со своим мозгом и спинной хордой. Зародыши прикреплены друг к другу животами.

Очевидно, наибольший интерес представляет верхняя часть мезодермы, так как при ее отсутствии у животного не развивается нервной системы. Кроме того, помещение верхней части мезодермы в какое-либо другое место приводит к развитию в этом месте нервной системы. По-видимому, верхняя часть мезодермы каким-то образом контролирует дифференциацию нервной ткани.

В 1935 г. за свои работы по экспериментальным исследованиям процессов развития Шпеман был удостоен звания лауреата Нобелевской премии.

В чем же ценность этих опытов? Биологи уже раньше пытались выяснить, каким образом клетки развивающегося зародыша начинают дифференцироваться. Сначала материалы, содержащиеся в яйцеклетках, более или менее одинаковы, но впоследствии возникают значительные различия. Еще нет полной ясности, как возникают эти исходные раз-



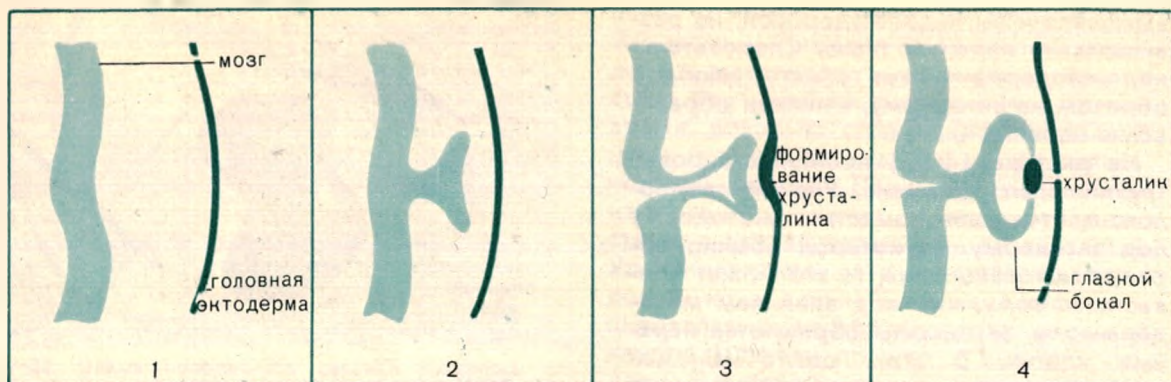
14—24. Когда кусочек поверхности мезодермы был помещен под утолщение эктодермы, на эмбрионе-хозяине возник вторичный эмбрион. На этом поперечном сечении эмбриона-хозяина видны две спинные струны и два зачатка будущей пищеварительной системы.

личия, но, достигнув определенного размера, некоторые клетки в центре клеточной массы начинали, возможно, влиять на другие ткани. Сложная структура окончательно сформировавшегося зародыша является следствием элементарных взаимосвязанных изменений, каждое из которых зависит от предыдущего изменения.

Считается, что в этих опытах мезодерма, должно быть, индуктивно влияет на эктодерму. Другими словами, мезодерма вызывает дифференциацию эктодермы на нервные клетки. Шпеман назвал этот процесс эмбриональной индукцией. Эмбриональная индукция, т. е. влияние одних тканей на другие в процессе развития является одним из важных аспектов дифференцировки.

14—14. Эмбриональная индукция в процессе развития глаза. Глаз имеет очень сложное строение. Биологи пришли к выводу, что он развивается частично из эктодермы внешней части тела, частично из мезодермы и частично из невральная эктодермы нервной системы. Глаз — сложная оптическая система, позволяющая воспринимать цвет, форму и расположение предметов окружающего мира. Световые импульсы, воспринятые глазом, передаются оптическому нерву, который связан с мозгом.

Развитие глаза начинается с образования почки на поверхности мозга. По бокам головного мозга вырастают образования в направлении эктодермы головы. Затем передняя часть глазного пузыря-



14—25. Зрительный бокал эмбрионального мозга стимулирует эктодерму головы к формированию хрусталика, который включается после этого в структуру глаза.

224

ка впячивается внутрь его полости. Таким образом возникает двустенный глазной бокал, связанный с основным телом мозга узким стволом (см. рис. 14—25). Двустенный глазной бокал невральная эктодерма в конечном итоге становится ретиной глаза — тканью, которая чувствительна к свету.

Свет фокусируется на сетчатку с помощью глазного хрусталика. Без него глаз не может видеть. Сам хрусталик образуется из эктодермы головы, которая лежит на внешней стороне тела. Для образования хрусталика необходимо, чтобы эктодерма сначала вступила в контакт с невральная эктодермой. Другими словами, глазной бокал прикасается к внешней эктодерме и вызывает развитие хрусталика (см. рис. 14—25).

В процессе развития происходит образование других тканей глаза, опущение хрусталика и образование роговицы в передней части глаза. На этом практически заканчивается формирование органа зрения, и вскоре после рождения он начинает функционировать. Однако в случае, если невральная эктодерма не приходит в соприкосновение с вышележащей эктодермой, хрусталик не образуется. Это можно наглядно продемонстрировать, если поместить кусочек целлофана между глазным бокалом и вышележащей эктодермой зародыша саламандры. Целлофановый слой не дает возможности прийти в контакт главному яблочку и эктодерме, в результате чего хрусталик не образуется.

Этот пример служит еще одним доказательством существования эмбриональ-

ной индукции. Он ясно показывает, что в процессе развития одна ткань может влиять на другую.

14—15. Культура ткани. Объяснить многие процессы развития было бы легче, если бы мы знали, какие ткани образуются в процессе дифференцировки. Поэтому для биологов очень полезно иметь возможность культивировать ткани вне зародыша. В последние годы методика культивирования тканей подверглась значительным усовершенствованиям. Это дает основание считать, что в ближайшем будущем это будет один из многообещающих методов исследования.

Пожалуй, самый интересный опыт с использованием этого метода был поставлен американским эмбриологом Иогансом Голтфретером. Он обнаружил, что кусочки ткани, а иногда даже отдельные клетки могут жить и размножаться в среде, насыщенной питательными веществами. Голтфретер отделял квадратный кусочек ткани от верхней части эктодермы зародыша лягушки в ранней стадии развития и помещал его в маленькую чашку со специальным солевым раствором. Затем точно такой же кусочек, вырезанный из мезодермы, он помещал в ту же чашку. После этого он накладывал один кусочек на другой так, что они приживались друг к другу.

Исходя еще из опытов Шпемана, вы могли бы предположить, что в эктодерме должна образоваться нервная система. Так оно и было на самом деле! Это не была достаточно хорошо сформированная нервная система, из-за того что кусочки ткани скручивались, но было со-

вершенно очевидно, что в эктодерме развились мозг и спинная хорда. Это был первый опыт по индукции ткани, проделанный полностью вне зародыша.

Если поместить «изолированный» конус роста дерева в культуральную среду, то ткань конуса продолжает расти и дифференцироваться, и в конце концов вырастают листья и цветы. Из ткани такого кончика вырастает небольшое растение, и если его пересадить в почву, то из него вырастет растение, ничем не отличающееся от взрослых особей данного вида.

Кроме того, оказалось возможным выращивать изолированные клетки ткани в культуральной среде. Одиночные клетки и кусочки ткани обычно выращиваются в среде с известным химическим составом. В этих опытах были изучены потребности в питании различных частей растения в процессе развития.

Обычно из кусочков тканей растений образуется просто бесформенная клеточная масса. Остроумные опыты Ф. Стюарда показывают направление дальнейших исследований такого рода. Стюард помещал небольшие кусочки проводящей ткани, взятой из корня моркови, в жидкую среду, содержащую молоко кокосового ореха. В ре-

зультате деления одиночных клеток корня моркови образовывалась большая клеточная масса. После того как эта клеточная масса достигала определенного размера, некоторые клетки в центре клеточной массы начинали дифференцироваться в меристемную ткань. При посеве небольшого количества этой ткани на поверхности агаровой среды появляется побег, из которого в конце концов может вырасти целая морковь.

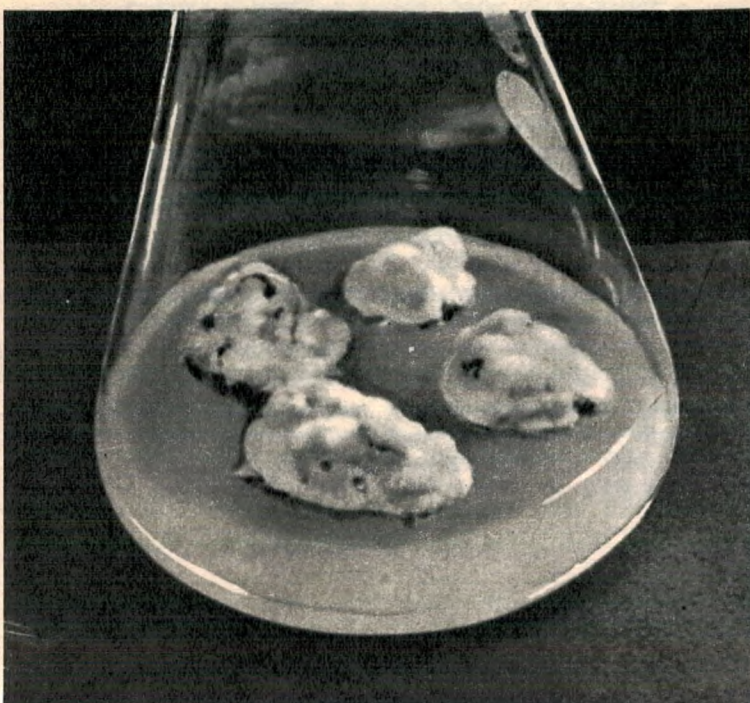
На твердой культуральной среде небольшие кусочки ткани могут образовывать бесформенные массы клеток (рис. 14—26). Последние можно переносить на свежую среду, и таким образом их можно культивировать неопределенно долгое время. На рисунке 14—27 показаны результаты опытов, в которых были индуцированы специфические органы в недифференцированной клеточной массе, выросшей из ткани стебля табака.

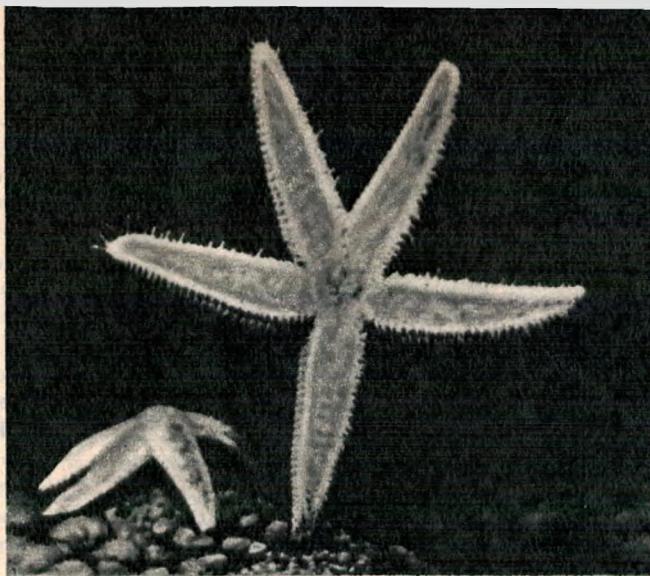
Таким образом, из одиночной клетки растения может образоваться целое растение. Сначала из клетки образуется недифференцированная клеточная масса. В этом смысле это очень похоже на раннюю стадию развития зародышей животных. В обоих случаях все клетки, по-ви-

225

14—26. В питательную среду, содержащую агар, чтобы сделать ее твердой, помещены 4 маленьких кусочка ткани, первоначально изолированной из стебля бересклета. Извлекая пищу из среды, каждый кусочек ткани вырос в массу неорганизованных клеток.

14—27. Два кусочка ткани, показанные здесь, первоначально изолированы из центральной части стебля табака. Слева — кусочек, который рос на обычной питательной среде, справа — кусочек, который рос на среде с добавлением специального ростового вещества. Оно называется кинетином и стимулирует дифференциацию некоторых клеток в маленький стебель с листьями.





14—28. Морская звезда, случайно потерявшая щупальце, регенерирует его вновь.

димому, похожи друг на друга, но позднее из накопившейся клеточной массы начинают образовываться различные типы клеток.

226

● Биологи пытались объяснить процесс дифференциации, искусственно вызывая нарушения нормального развития зародыша. Методика заключается в том, чтобы проводить наблюдения за развитием части зародыша на ранних стадиях. Если давали развиваться только одной клетке из двухклеточной стадии яйцеклетки, то наблюдали весьма противоречивые результаты, в зависимости от используемого вида организма. Оказалось, что, в отличие от нормального развития, в определенных условиях из «половинки» раннего зародыша может развиться целая особь. Развитие, главным образом, зависит от физического контакта и тканевого взаимодействия. Однако некоторые клетки и ткани могут расти вне тела в культуре ткани. Причем в некоторых случаях из одной изолированной клетки, помещенной в среду, могут развиться целые организмы.

◆ Проверьте себя

1. В чем заключаются опыты Ру? 2. В чем заключаются опыты Дриша? 3. Как были объяснены противоречия результатов Ру и Дриша? 4. Какие данные подтвердили исследования Шпемана, в которых он указывал на важную роль эмбриональной индукции в процессе нормального развития?

Необычные способы развития

14—16. Регенерация у растений. Большинство взрослых растительных тканей обладают удивительной способностью развиваться в целое растение. В основном новые растительные ткани образуются из специальных ростовых зон — меристем. Однако это не значит, что и другие ткани в подходящих условиях не будут образовывать новые ткани.

Насильственное удаление даже большого количества, например, веток и листьев у деревьев может и не привести к гибели растения. Часто бывает, что подрезание стимулирует рост растений. Садовники, например, используют подрезание для придания определенной формы растениям.

Многие из вас, наверное, видели, как рядом с пнем поднимаются молодые побеги, которые могут вырасти в большие деревья. Мы уже говорили о способности определенных частей растений (стеблей и листьев) развиваться в целые растения. Процесс замены утраченных частей организма после их повреждения или насильственного удаления называется регенерацией.

В процессе регенерации происходит не только рост, но и дифференциация. Регенерация у растений является удивительным эволюционным приспособлением, обеспечивающим застывание ран, восстановление случайно утраченных органов и нередко естественное размножение.

14—17. Регенерация у животных. Если удалить один из лучей морской звезды, то через короткий срок он начинает регенерировать (рис. 14—28). Луч будет увеличиваться до тех пор, пока не приобретет ту же форму и функцию, что и утраченный. Еще более удивительно то, что у удаленного луча морской звезды начинают появляться другие лучи, в результате чего появляется новая морская звезда. Несколько лет назад, до того, как были обнаружены поразительные способности морской звезды к регенерации, рыбаки, занимавшиеся промыслом устриц, рубили на куски морских звезд, попадавших вместе с устрицами, и выбрасывали их обратно в море. Они думали, что поврежденная морская звезда больше не выживет. На самом же деле это, наоборот, способствовало увеличению популяции морских звезд.

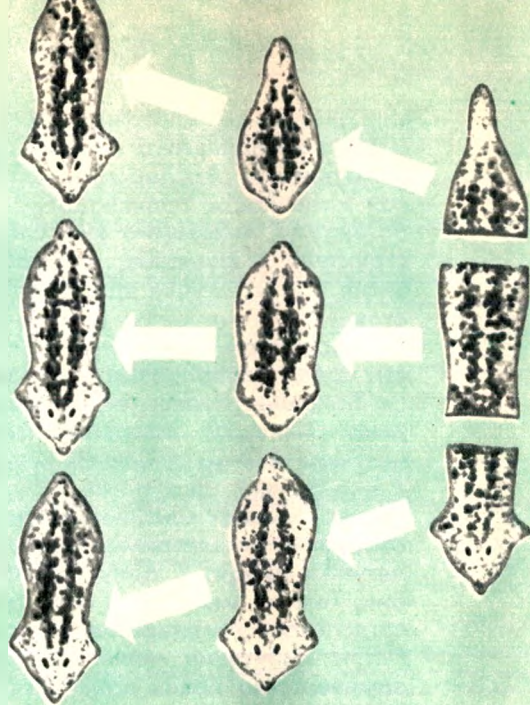
У омара или речного рака, потерявшего одну из своих больших клешней, вырастает новая.

Восстановление утраченных или поврежденных органов и тканей, а также восстановление целого организма из какой-либо части называется регенерацией животных.

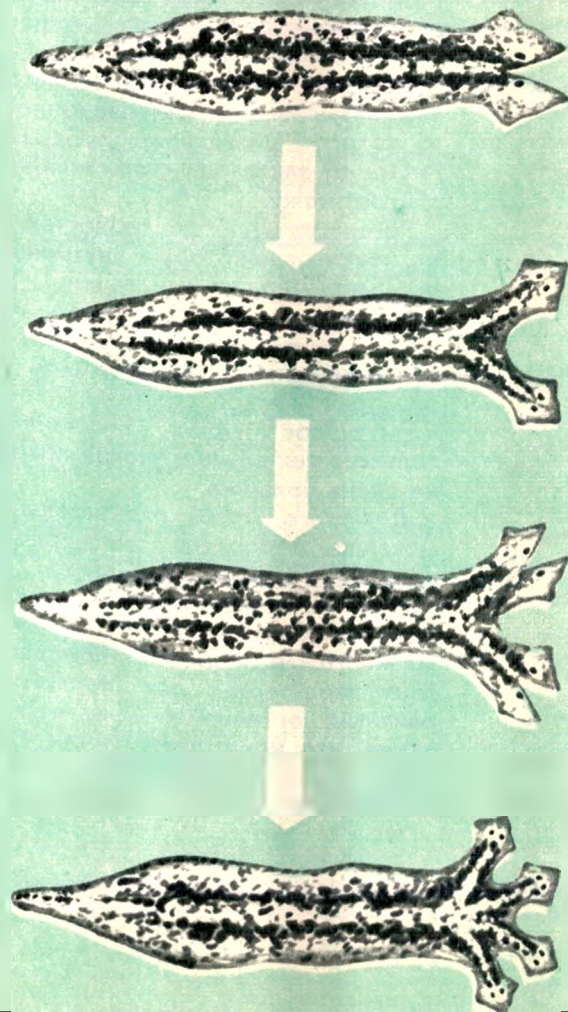
На плоском черве планарии можно проделать ряд опытов. Если разрезать конец головы червя между глазами пополам, то через некоторое время у этого червя разовьются две головы. Если разрезать червя на три отдельных куса, то через некоторое время вы будете иметь трех червей: с той стороны, где была голова, вырастет новый хвост; у средней части вырастет голова и хвост, а у хвостовой части вырастет голова (рис. 14—29). Поначалу они будут небольшого размера, но затем вырастут до размеров взрослой особи.

Замечательная способность к регенерации органов и тканей встречается даже среди некоторых позвоночных. Например, если у саламандры удалить ногу, у нее вырастет новая нога, абсолютная копия ампутированной, будут полностью восстановлены кость, мускулы, нервы и кровеносные сосуды, появится надлежащая связь с туловищем. В общем, нога будет нормально функционировать.

При таком способе регенерации организм сталкивается со всеми биологическими проблемами изначального разви-



14—29. Плоский червь планария обладает способностью регенерировать утраченные части. Эти рисунки показывают, как червь восстанавливает свою структуру после различных надрезов.



тия организма: клеточное деление, рост и дифференциация.

Но так как регенерация, например, новой конечности происходит у взрослого организма, имеющего уже сложившуюся структуру и функцию, то проблема развития в этом случае еще более усложняется.

Способность заменять утраченные части среди позвоночных сильно колеблется. Большие группы позвоночных обладают меньшей регенеративной способностью, чем их эволюционные предки. Даже близко связанные группы позвоночных имеют разную регенеративную способность. Например, саламандры и лягушки входят в одну группу — амфибии. Тем не менее они сильно отличаются по своей регенеративной способности. После ампутации лапки у лягушки ранка заживает, но новая конечность не появляется.

228

Даже человек обладает некоторыми регенеративными способностями, хотя он и не может восстанавливать утраченные конечности. Чаще всего повреждаемая ткань человека — кожа легко восстанавливается при небольших повреждениях (порезах), когда края раны не расходятся и потому быстро срастаются. При более глубоких повреждениях регенерация происходит за счет разрастания в ране так называемой грануляционной ткани, из которой развивается рубцовая ткань. Рубцы от таких ран существенно деформируют кожу.

Регенеративной способностью обладают также и некоторые внутренние органы (например, язык и печень). Ткань печени может восстанавливать большую часть своей нормальной массы. Это обстоятельство имеет большое значение для практической хирургии. Ткани костей и мускулов могут восстанавливаться только в тех случаях, когда повреждения не очень большие.

Для того чтобы окончательно понять механизм процесса регенерации, еще предстоит много поработать. Но уже сейчас мы можем сделать кое-какие выводы. Восстановление утраченных частей во многом напоминает процессы, которые характерны для первоначального развития организма. Создается впечатление, что некоторые клетки сохраняют свои «эмбриональные» способности дифференцировать различные типы кле-

ток. При определенных условиях эти клетки начинают вновь функционировать как эмбриональные клетки, заменяя утраченную часть.

14—18. Аномалии при развитии. Несмотря на то что процессы развития удивительно точно повторяются из поколения в поколение, иногда встречаются аномалии. Эти аномалии могли появиться вследствие мутации гена, о которой мы уже знаем из главы 8. Изменения, приводящие в ходе развития к различным аномалиям, могут быть вызваны воздействием внешних факторов или действием химических веществ.

Если гены, контролирующие процессы развития, передают «ошибочные инструкции», то это может привести к ненормальному развитию. Например, мышь одной из генетических линий была настолько толстая, что ее вес превышал вес нормальной мыши в несколько раз. У людей также встречаются случаи ненормального развития, приводящие к гигантизму или нанизму. На земном шаре известно несколько племен людей, имеющих очень большой или очень маленький рост. Жители племени ватуси из Африки известны своим небывалым ростом — их средний рост более двух метров. В то же время недалеко от них обитает карликовое племя пигмеев. Эти люди «аномальны» только в том смысле, когда мы их сравниваем с большинством людей, живущих на нашей планете.

У нас есть основания считать, что в ранний период эволюции человечества люди были намного выше любого современного человека. Это говорит о гибкости процессов развития в условиях различного рода генетического контроля.

14—19. Неконтролируемый рост. По мере того как организм достигает зрелости, скорость процессов развития постепенно снижается. Клеточное деление продолжается, но только с меньшей скоростью, достаточной для того, чтобы восстанавливать количество утраченных клеток. Общий рост прекращается, когда организм достигает размеров взрослой особи. У людей это составляет около 170 см. Растение ильм обычно достигает высоты 40 м. Собаки бывают самых различных размеров.

Дифференциация приостанавливается или прекращается вовсе, когда все органы достигнут форм и функций, присущих

зрелому организму. Несмотря на то что скорость клеточного деления падает, в некоторых тканях клетки должны производиться с большой скоростью. Например, продолжительность жизни красных клеток крови от 100 до 130 дней, поэтому организм должен вырабатывать в секунду около 10 000 новых клеток, чтобы все время поддерживать постоянный уровень крови. Растение продолжает пускать новые стебли, листья и цветы всю свою жизнь, несмотря на то что общий размер его может мало меняться.

Если скорость клеточного деления в каком-либо взрослом органе вновь сильно возрастет, то организм получит больше клеток, чем ему нужно. Быстрорастущие клетки будут получать сырье для деления из клеток других сформировавшихся органов. Такой неконтролируемый рост клеток называется раковым или канцерогенным. Он может привести к образованию аномальных количеств клеток определенного типа, что в свою очередь может вызвать нарушение баланса функций всего организма. (Например, лейкемия, или рак крови, означает избыточное образование белых кровяных телец.)

В изучении рака сделан большой прогресс, однако проблема злокачественного роста остается нерешенной. Это объясняется тем, что причины появления рака могут быть самыми разными. Многие из этих причин до сих пор еще неизвестны, так как для их понимания надо еще решить некоторые проблемы клеточного роста и дифференциации. Однако следует отметить, что методы обнаружения рака и его лечения постоянно совершенствуются. Можно выразить уверенность в том, что по мере углубления нашего знания процессов клеточного размножения и развития в недалеком будущем мы сможем эффективно контролировать любой аномальный рост.

● Большая часть растений и животных в течение всей жизни сохраняет способность регенерировать утраченные части. Способность к регенерации у одних групп выше, чем у других, но даже самые сложные организмы, такие, как человек, сохраняют некоторую регенеративную способность. На развитие могут влиять как внутренние, так и внешние факторы. В любом случае ре-

зультатом будет появление аномалий различного рода. Несмотря на то что скорость развития по мере роста резко снижается, все же иногда изолированные клетки или ткани начинают бесконтрольно расти, приводя к раковому росту.

◆ Проверьте себя

1. Что такое регенерация? 2. Каким образом регенерация сопровождается дифференциацией? 3. Какой регенеративной способностью обладает организм человека? 4. Какие примеры аномалии в развитии обусловлены генетическими вариациями? 5. Какой пример аномалии развития обусловлен влиянием внешних агентов?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Новые организмы могут появиться как в результате полового, так и бесполого размножения. Они развиваются из части одного или двух родительских организмов. Процесс развития включает в себя клеточное деление, рост и дифференциацию.

Наиболее поразительная последовательность событий в процессе развития встречается у форм, размножающихся половым путем. Процесс развития при половом размножении долгое время был загадкой для биологов. Некоторые считали, что в яйцеклетке или сперматозоиде преобразован крошечный организм. Позднее тщательными работами было показано, что новые организмы возникают благодаря эпигенезу, т. е. последовательному ряду событий, во время которых из недифференцированной оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш с постепенно возрастающей сложностью, пока не становится похожим на родителей.

Сравнение развития различных животных и растений показало, что высшие организмы в своем развитии проходят через аналогичные стадии. Начиная с оплодотворенной яйцеклетки, которая вскоре делится на большое число одинаковых клеток, зародыш постепенно начинает приобретать различную форму. Стало известно, что первичные клеточные слои у зародышей животных приводят к образованию определенных структур у взрослых особей. У растений новые клетки и

ткани возникают из определенных областей роста — меристем.

Несмотря на то что биологи могут наблюдать за последовательными этапами развития организма, объяснить, как это происходит, еще очень трудно. Благодаря экспериментальному подходу удалось заглянуть глубже и узнать, что влияет на процессы нормального развития. В первых опытах было показано, что многие зародышевые ткани способны образовывать более разнообразные структуры, чем в ходе нормального развития. В этих экспериментальных исследованиях широко использовались иглокожие (морская звезда, морской еж) и амфибии (саламандра, лягушка). Для того чтобы доказать, что определенные части зародыша развиваются по принципу эмбриональной индукции, т. е. в результате прямого влияния одной части на другую, были поставлены специальные опыты. Оказалось, что

у зародышей позвоночных нервная система индуцируется верхней частью мезодермы, а хрусталик глаза — глазным бокалом.

Многообещающим методом для исследования процессов развития является метод культивирования тканей животных и растений в специальной среде. Используя этот метод, можно изучать потребность в питании различных видов зародышевых и взрослых тканей. Сейчас мы можем из одной клетки получить целое растение.

Необычные и аномальные виды развития (типа регенерации и ракового роста) биологи изучают для того, чтобы объяснить процессы развития.

Решение этих актуальных проблем будет зависеть от дальнейшего углубления знаний основных процессов развития: клеточного деления, роста и дифференциации.



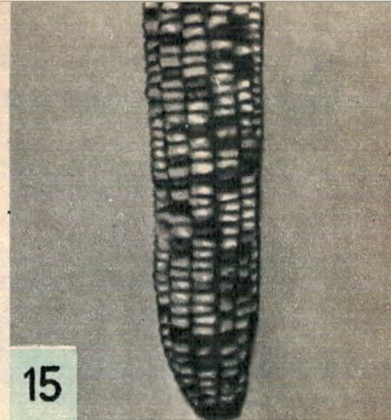
Способность ДНК (структурной единицы гена) самовоспроизводиться есть физическая основа наследственности.

ЧАСТЬ ПЯТАЯ

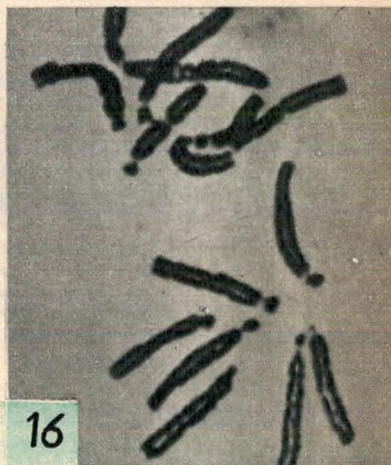
МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ: ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ

Физиологическую основу наследственности составляет способность ДНК гена к самоудвоению. Одним из свойств живых организмов является их способность к размножению. При этом они могут порождать не только себе подобных, но и измененные формы, обеспечивающие эволюцию и естественный отбор. Генетическая преемственность в мире живых существ проявляется в двух аспектах: во-первых, способствует сохранению стабильности видов, а, во-вторых, обеспечивает появление вариантов и новых видов, так как генетический материал подвержен изменениям.

15



16



17



18





Эти початки показывают разнообразие наследственных признаков. Каждое зерно есть особый индивидум в большой «семье» потомков.

Законы наследственности

Половое размножение, ответственное за связь между поколениями, основано на взаимодействии микроскопически малых количеств живой субстанции. Крошечная яйцеклетка, образуемая материнским организмом и содержащая иногда большое количество желтка, оплодотворяется еще более мелким сперматозоидом, возникающим в организме отца. Развитие оплодотворенного яйца происходит в соответствии с химической информацией, обычно закодированной в структуре молекул ДНК, которые содержатся в ядрах клеток.

После завершения развития новый индивид становится очень похожим на своих родителей, однако по некоторым важным признакам он иногда может заметно отличаться от одного или обоих из них. Эта глава подробнее знакомит с генетикой — отраслью биологии, изучающей законы наследственности и причины, обуславливающие сходства и различия между родителями и их потомками.

Наследственность и среда

15—1. Генетика — это отрасль биологии, изучающая сходства и различия между родителями и потомством первого и последующих поколений. Эти сходства и различия определяются действием целого ряда факторов.

В первую очередь следует упомянуть о наследственности. Наследственные признаки организма зависят от химической информации, содержащейся в половых клетках его родителей. Так, например, от родителей наследуется основной тип развития видов.

Не менее важное значение имеет изменчивость. Иногда мы наблюдаем у потомства признаки, типичные для родителей, иногда — признаки, характерные для их дедушек и бабушек, а иногда у них появляются признаки, ранее не встречавшиеся в их семействе. Различия такого рода могут быть обусловлены самыми разными причинами.

Третий важный фактор, влияющий на развитие и последующие этапы жизни организмов, — окружающая среда. Это сложное понятие включает все вещества и силы, а также прочие организмы, взаимодействующие с живым существом во время его развития и всей последующей жизни.

Генетика изучает действие всех этих факторов. Она пытается выяснить, что вызывает возникновение сходства и различий и как окружающая среда влияет на процесс реализации наследуемых признаков.

15—2. Скрещивание и селекция. На заре истории человечества были выведены разнообразные сорта и породы полезных домашних животных и растений. Человек отбирал животных, дающих молоко и другие пищевые продукты, пригодных для охоты или перевозки грузов. Точно так же он отбирал растения, дающие больше плодов, более урожайные сорта овощных и зерновых культур и скрещивал такие сорта в течение ряда поколений. Именно путем скрещивания и селекции за тысячи лет ему удалось получить разнообразные породы животных и сорта растений, отличающиеся по генетическим признакам. Со временем люди начали составлять родословные скрещиваемых животных, т. е. схемы родственных отношений за несколько поколений.

Надпись, высеченная на камне и датированная 4000 г. до н. э., рассказывает о том, как жители древнего Вавилона вели запись изменений в последственных признаках нескольких поколений лошадей.

Животным с родословной обычно отдается предпочтение: фермеру нужны такие племенные животные для выведения молочных коров, охотнику требуется породистая собака. Фермер приобретает сортовые семена кукурузы с известной родословной сортов.

Такие сорта и породы обладают одним важным преимуществом: их потомки дольше сохраняют признаки родителей, чем потомки растений и животных неизученного происхождения. Например, породистые коровы дают больше молока, овцы — шерсти; породистая собака обладает экстерьером и поведением, нужными охотнику.

Стабильность таких линий породных животных составляет часть их наследственности. Она обусловлена их происхождением от тщательно отобранных и скрещенных друг с другом пород животных. Лучшие самцы охотничьих собак скрещивались с лучшими самками. Коровы, дающие больше всего молока, скрещивались с быками, матери которых также давали много молока. Скрещивались сорта овощей и фруктов, обладающие нужными свойствами: большими размерами съедобных частей, меньшим числом семян, лучшим запахом. Продолжительный отбор таких форм приводил к их постепенному совершенствованию, приобретению признаков, наиболее желательных человеку.

Скрещивание и селекция, проводившиеся методом проб и ошибок, не всегда давали хорошие результаты. Так, например, при разведении далматинских догов (каретных гончих) необходимо было получать животных с большим количеством мелких черных пятен на шкуре. Для скрещивания брали животных только с такой окраской шерсти. Тем не менее на протяжении многих поколений среди потомства щенков присутствовали особи с самой разнообразной окраской, не зависящей от окраски шкур родителей: почти белой или, наоборот, с большими черными пятнами вместо небольших круглых черных пятнышек, характерных для родителей. А вот другой пример. Селекционеры долгое время пытались получить

чистопородных голубых андалузских кур, однако они обнаружили, что только половина потомства обладала требуемыми признаками, остальные куры были черной и пятнистой окраски. Получить чистую линию голубых цыплят никак не удавалось.

Таким образом, люди пришли к выводу, что скрещивание и отбор иногда дают ожидаемые результаты, а иногда — нет и что это зависит от наследственности организмов. Но что лежит в основе этого явления?

15—3. Роль среды. Заинтересовавшись проблемами наследственности, биологи стали регистрировать наследуемые признаки. Они убедились в том, что большая часть жизненно важных признаков организмов — но не все — передается по наследству.

Завеса над тайной наследственности приоткрылась тогда, когда люди обратили внимание на одно важное обстоятельство: признак по-разному может проявляться у разных организмов. Так, например, среди людей встречаются русые, рыжие, шатены или брюнеты со всеми переходными оттенками волос. Цвет глаз также не одинаков; встречаются разные группы крови; люди отличаются по цвету кожи; у одних мочки ушей срослись с кожей, а у других они свободны. Организм одних людей способен синтезировать фермент, катализирующий расщепление определенного молочного сахара, а другие лишены этого фермента. Значение таких признаков для жизни может быть далеко не одинаковым, но все они передаются по наследству. Все эти признаки в равной мере интересуют генетика, причем не только признаки, свойственные человеку, но и наследственные признаки мышей, кукурузы или инфузории туфельки.

Методы генетики основаны на способности распознавать различия между родителями и их потомками на протяжении целой цепи поколений. Только разделив родителей и потомков на некоторое число групп согласно их наследственным признакам, можно понять, какие проблемы призвана решать генетика.

Изучать наследственность далеко не просто, и генетику довольно быстро приходится отказываться от одновременного анализа всех наследственных признаков какого-либо организма. Поэтому из ты-

сячи контролируемых признаков он останавливается на одном или нескольких и изучает только их. Вместе с тем генетику не следует забывать о существовании остальных признаков. Этот наследственный фон всегда присутствует и неизбежно сказывается на точности экспериментов и наблюдений.

Как и всякого биолога, генетика можно сравнить с детективом, собирающим улики и вынашивающим гипотезы. Однако, пытаясь проникнуть в тайну наследственности, генетик не должен забывать о среде, окружающей все организмы, потому что именно от среды зависит степень выражения наследуемого признака.

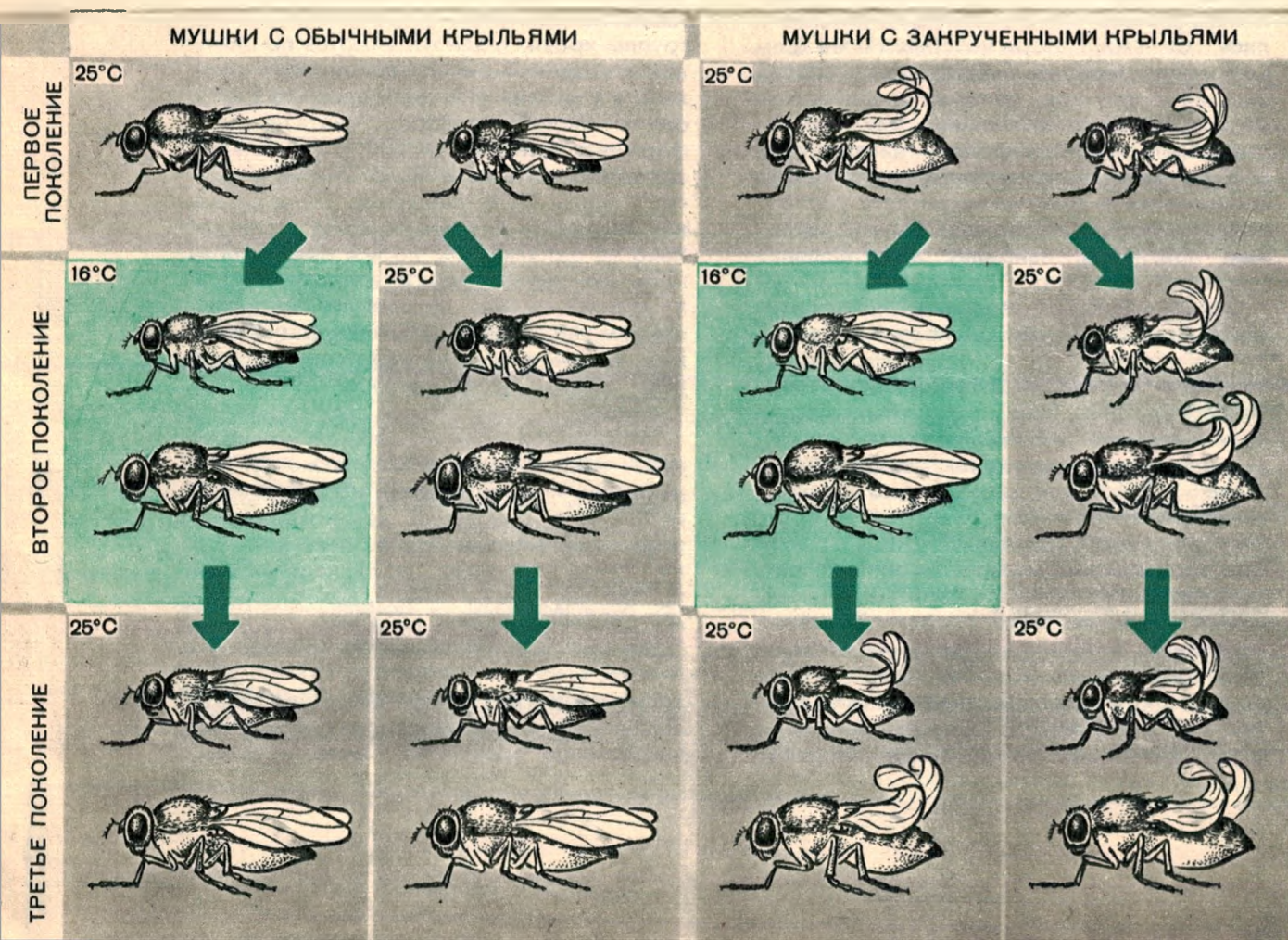
Генетик обязан научиться выделять те факторы среды, которые способны влиять на получаемые им результаты, и контролировать эти факторы, т. е. обеспечивать, насколько возможно, их постоянство. Только тогда он получит право с большей уверенностью гарантировать, что наблюдаемые им различия вызваны наследственностью, а не средой.

Наследственность определяет не то, каким станет организм, а то, каким он может стать. Только под одновременным воздействием обоих факторов — наследственности и среды — складывается любой организм. Рассмотрим несколько примеров взаимодействия между наследственностью и средой.

1. Крылья плодовой мушки дрозофилы (*Drosophila*) начинают резко закручиваться при температуре 25°C. Это наследственный признак. Однако если выращивать мушек при более низкой температуре, например при 16°C, признак проявляется весьма редко. Крылья остаются прямыми, как и у мушек, лишенных признака скручиваемости крыльев. Вместе с тем генетический признак сохраняется и может вновь проявиться у следующего поколения, если температура будет равна 25°C (рис. 15—1).

2. Некоторые наследственные признаки передаются потомкам, даже если они не проявились у родителей. Растение может, например, унаследовать неспособ-

234 15—1. Диаграмма, показывающая влияние температуры на выражение признака закручиваемости крыльев у плодовой мушки.



ность синтезировать хлорофилл. Подобные организмы, которые не образуют этого пигмента, называются альбиносами. Если выращивать в темноте семена табака или кукурузы, то все растения станут альбиносами, независимо от того, способны они синтезировать хлорофилл или нет. Дело в том, что для образования хлорофилла в молодых растениях необходим свет. Но только растения с соответствующим генетическим признаком будут производить хлорофилл и станут зелеными, если их перенести на свет. Растения же с врожденной неспособностью к синтезу хлорофилла так и останутся альбиносами. На рисунке 15—2 мы видим результаты такого опыта с кукурузой. Итак, лишь в соответствующих экспериментальных условиях мы сможем узнать, что мешает растению синтезировать пигмент — наследственность или среда.

3. На некоторые признаки среда вообще не влияет. Одним из первых изученных у человека наследственных признаков была полидактилия (многопалость). На проявление этого признака среда, по видимому, не оказывает никакого влияния. Можно привести и другие примеры признаков человека, проявление которых не зависит от среды: цветная слепота, группа крови, цвет кожи, способность ощущать вкус некоторых веществ, наличие или отсутствие волос на средних суставах пальцев, свободные или сросшиеся с кожей мочки ушей.

4. Есть и такие признаки, которые вызваны средой и не зависят от наследственности. Вспомним яркий пример, упомянутый в предыдущей главе: деформированные или отсутствующие конечности новорожденных, матери которых принимали на ранних стадиях беременности лекарство талидомид. Это явление наблюдалось у многих детей в европейских странах независимо от их наследственности.

15—4. Наследственность и среда. Однояйцевые близнецы. Одновременное рождение нескольких потомков — самое обычное явление среди животных. У людей, как правило, одновременно вынашивается только один ребенок. И все же примерно на каждые 85 рождений приходится два ребенка, которые одновременно развивались в матке. Еще реже случаи одновременного развития трех, четырех и даже пяти зародышей.



15—2. Проростки кукурузы — обычные и альбиносы. Является ли неспособность образовывать хлорофилл врожденной или неврожденной — можно узнать, поместив растения на свет.

Чаще всего встречаются двужайцевые близнецы. Если в момент оплодотворения имеются две яйцеклетки, то каждая из них способна развиваться в отдельный зародыш. Биологическое сходство таких близнецов не больше, чем у двух детей, рожденных от одних родителей в разное время. Они могут быть очень похожи или совсем не похожи, могут относиться к одному и тому же полу или к разным.

Случается и так, что на раннем этапе развития одной оплодотворенной яйцеклетки зародыш делится на две группы клеток. Если эти две группы достаточно удалены друг от друга в матке, то будут развиваться два полноценных зародыша. Они обладают абсолютно одинаковой наследственностью и называются однояйцевыми близнецами. Такие близнецы всегда относятся к одному и тому же полу, внешне очень похожи друг на друга и полностью идентичны по ряду важных наследственных признаков: цвету глаз, группе крови и т. п. Обычно однояйцевые близнецы воспитываются вместе и окружены, следовательно, одной и той же средой. Если их одинаково одеть, то постороннему человеку очень трудно будет отличить одного близнеца от другого.

Иногда после рождения однояйцевых близнецов разделяют и воспитывают в разных семьях, в неодинаковой среде. Это своего рода эксперимент, поставленный обстоятельствами и предоставляющий прекрасную возможность изучить

относительную роль наследственности и среды. Такие случаи — находка для генетиков, которые смогут выяснить влияние разной среды на одну и ту же наследственность. Ряд проведенных наблюдений показал, что поразительное внешнее сходство однояйцевых близнецов сохраняется, даже если однояйцевые близнецы получили разное воспитание. Это не распространяется, правда, на характер и интеллектуальные способности. Значит, среда, несомненно, влияет на формирование интеллекта.

На рисунке 15—3 показаны однояйцевые близнецы, которые были разделены сразу после рождения. Они выросли в разных областях страны, окруженные неодинаковой домашней обстановкой, и получили различное образование. Они почти не отличимы по внешности и умственным способностям. Ни один из близнецов не подозревал о существовании другого, пока они не встретились в возрасте 19 лет.

236

Сложное взаимодействие наследственности и окружающей среды определяет, каким станет организм. Растения и животные с наилучшей родословной оправдывают возлагаемые на них ожидания только при надлежащем уходе. Точно так же для полной реализации наследственности человека требуется соответствующая окружающая среда.

15—3. Однояйцевые близнецы, разделенные после рождения: Джордж (слева), выросший в Нью-Йорке, и Миллэн (справа), выросший в Солт-Лейк-Сити. Они росли в неодинаковой обстановке и получили разное образование, но по внешнему виду и умственным способностям почти не отличаются друг от друга. Близнецы встретились, когда им исполнилось 19 лет.



● **Генетика** — это область биологии, изучающая сходство и различия между родителями и их потомством. На заре своей истории человеку на практике пришлось столкнуться с наследственностью при отборе и скрещивании тех растений и животных, которые обладали наиболее ценными свойствами. Таким путем за много лет удалось получить много генетически чистых разновидностей, хотя механизм наследственности был неизвестен. Заинтересовавшись наследственностью, люди поняли, однако, что для осуществления самых выигрышных наследственных признаков необходимы соответствующие условия окружающей среды.

◆ Проверьте себя

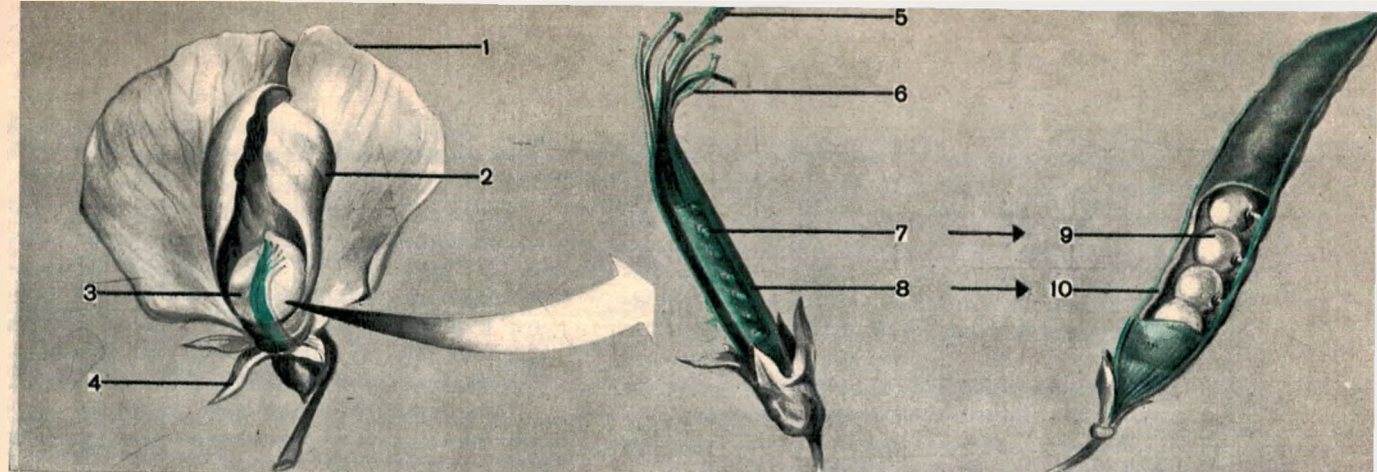
1. Что такое генетика? 2. Что такое окружающая среда? 3. Что такое изменчивость? 4. Что такое скрещивание и селекция? 5. В чем заключается отличие наследственности от окружающей среды? 6. Приведите примеры признаков, на которые влияют факторы окружающей среды. 7. Перечислите несколько наследственных признаков человека, на которые среда, по-видимому, не оказывает никакого воздействия.

Исследования Менделя

15—5. Планирование опытов. Тысячи лет механизм наследственности был окутан тайной. И только в 1865 г. монах Грегор Мендель сформулировал первые законы наследования признаков.

Мендель родился и вырос в сельской местности, там, где теперь расположена Чехословакия. С ранних лет он был религиозен и в возрасте 25 лет стал священником. Позднее он прослушал курс математики и естественной истории в Венском университете и несколько лет преподавал в университете города Брно. Именно в эти годы на маленькой делянке монастырского сада он проводил опыты с садовым горохом, которые положили начало науке генетике.

Первые статьи Менделя подвели итог восьмилетней экспериментальной работы. Своим успехом он был в значительной степени обязан математическому и биологическому образованию. Обладая такими разносторонними знаниями, Мендель планировал опыты, которые отличались от экспериментов его предшественников по трем важным аспектам.



15—4. Цветок и плод садового гороха. Слева — лепестки цветка, полностью закрывающие орган воспроизведения; в центре — органы воспроизведения; справа — плод (стручок), развившийся из органов воспроизведения после оплодотворения яйцеклеток: 1 — парус; 2 — весла; 3 — лодочка; 4 — чашелистики; 5 — рыльце; 6 — пыльник; 7 — семязпочка; 8 — семя; 9 — стенка завязи; 10 — стручок.

Во-первых, вместо изучения сравнительно небольшого числа потомков, полученных от одного скрещивания, Мендель работал с несколькими парами сходных родителей. Поэтому он мог объединять потомство от нескольких скрещиваний, как если бы это была одна очень большая семья — результат одного скрещивания. В итоге Мендель располагал для изучения многочисленным материалом.

Во-вторых, Мендель применил математические расчеты для анализа полученных данных и для создания теории, объясняющей результаты скрещиваний.

Наконец, в-третьих, в целях математического анализа определенных признаков Мендель решил отказаться от одновременного изучения всех свойств потомства. Он сосредоточил свое внимание на растениях, различавшихся по одному единственному признаку. Иными словами, растения гороха, которые он изучал, могли иметь либо один, либо другой признак, но не оба сразу.

Необходимо подчеркнуть, что в то время, когда работал Мендель, ни о генах, ни о хромосомах, ни о процессах клеточного деления еще ничего не было известно. Сформулированные им законы были основаны только на результатах опытов по скрещиванию, но ни в коей мере — на знании об изменениях, происходящих в клетке. Лишь много лет спустя изучение клеточных процессов с успехом подтвердило законы наследования признаков, установленные Менделем (см. следующую главу). А пока по-

пытаемся разобраться в его исследованиях, пользуясь только его собственными данными.

Для своих опытов Мендель выбрал садовый горох. Это растение легко выращивать, оно дает несколько поколений за сравнительно короткий срок, в продаже бывают семена самых различных сортов. Потомство от скрещиваний между различными разновидностями легко размножается. И наконец, что всего важнее, устройство цветка гороха затрудняет возможность случайного опыления.

Давайте коротко остановимся на структуре цветка гороха (рис. 15—4) и посмотрим, как происходит оплодотворение. Горох в этом отношении отличается от большинства цветковых растений, описанных в главе 13, у которых семязпочка находится в центральной части цветка. У гороха семязпочки расположены вдоль стенки завязи снизу доверху. Пыльца, носитель мужских гамет, образуется в другой части цветка — пыльниках. Она попадает из пыльников того же или другого цветка на рыльце столбика, лежащее выше семязпочек, и прорастает внутрь столбика пыльцевой трубкой. Пыльцевая трубка содержит два ядра. Одно из ядер и оплодотворяет яйцеклетку в семязпочке.

В цветке гороха столбик и пыльники со всех сторон окружены лодочкой. Следовательно, семязпочки оплодотворяются мужскими гаметами из пыльников того же цветка. Иными словами, мужские и женские гаметы возникают из роди-

тельских клеток с одинаковой наследственностью. Чтобы опылить цветок гороха пылью другого экземпляра растения, Мендель обрывал пыльники еще до созревания в них пыльцы. Позднее, когда рыльце было готово к опылению, он наносил на него пыльцу, собранную с нужного ему цветка. Этот метод называется перекрестным опылением и позволяет экспериментатору искусственно вводить пыльцу с другой наследственностью.

Выбрав удачный материал и наметив план работы, Мендель приступил к опытам. Прежде всего он убедился в чистоте линий растений по тем признакам, которые он собирался изучать. С этой целью он предоставил растениям самоопыляться в течение ряда поколений, а затем тщательно проверил потомство каждого поколения на сходство между собой и на сходство со своими родителями.

15—6. Проведение опытов. Мендель провел сотни опытов по перекрестному опылению растений гороха. Например, он наносил на рыльца растений гороха с круглыми семенами пыльцу другой разновидности, со сморщенными горошинами.

В каждом случае Мендель обнаружил, что все потомство напоминало одного из родителей и не несло ни одного из признаков второго. Семена, полученные от скрещивания растений с круглыми горошинами с растениями, выросшими из сморщенных горошин, были всегда круглыми. При этом не играло роли, откуда была взята пыльца: от растений с круглыми семенами или от растений со сморщенными горошинами. Один признак преобладал, доминировал над другим. Поэтому Мендель назвал доминантным

Таблица 15—1

В своем первом важном опыте Мендель установил, что один из каждой пары контрастирующих признаков доминантен по отношению к другому

Признаки	Результаты скрещивания
1. Форма горошины	Круглая — доминантна к сморщенной
2. Цвет горошины	Желтая — доминантна к белой
3. Цвет семенной оболочки	Окрашена — доминантна к белой
4. Форма стручка	Вздутая — доминантна к сморщенной
5. Цвет стручка	Зеленый — доминантен к желтому
6. Длина стебля	Длинный — доминантен к короткому

тот признак, который всегда проявлялся у потомства при скрещивании родителей с контрастирующими признаками.

Давайте подытожим теперь результаты, полученные Менделем в первом опыте. Он работал с 7 различными парами контрастирующих признаков. Оказалось, что в каждой паре один признак всегда доминантен по отношению к другому. Результаты приведены в таблице 15—1.

Если скрещиваются два растения чистых линий, то скрещивание называется **родительским (P)**. Потомство от него носит название **первого дочернего поколения (F₁)**. Слово «дочернее» относится, конечно, к потомству.

Тщательно записав полученные результаты, Мендель приступил ко второй серии опытов. Он позволил растениям F₁ самоопыляться. И тогда оказалось, что в следующем поколении (F₂) доминантный признак проявляется при каждом скрещивании у $\frac{3}{4}$ потомства, а у $\frac{1}{4}$ опять наблюдается другой признак. Поскольку этот признак у поколения F₁ был скрыт, Мендель назвал его **рецессивным** в зависимости от его поведения при скрещивании.

В таблице 15—2 приведены результаты опытов, в которых Мендель, позволяя поколению F₁ самоопыляться, получил поколение F₂. Мендель заметил, что отношение растений с доминантным признаком к растениям с рецессивным признаком оставалось постоянным, независимо от типа признака, т. е. изучалась ли форма горошины или длина стебля и т. п. Мендель разглядел в этих соотношениях закон, объясняющий наследование всех этих разнообразных признаков. Закон прекрасно согласовался с данными Менделя.

Можно считать поэтому, что именно тогда — более века тому назад — опыты Менделя положили начало всем современным исследованиям наследственности. В результатах, полученных Менделем, содержится много ценной информации.

15—7. Как наследуются признаки Возможно, что полученные Менделем результаты, в том виде, в каком они представлены

**Результаты, полученные Менделем, при скрещивании растений гороха
с одним контрастирующим признаком**

Скрещивание P ₁	Растения F ₁	Растения F ₁ (самоопыляющиеся)	Растения F ₂	Действи- тельное со- отношение
1. Круглые семена X сморщенные	круглые	круглые X круглые	5474 круглые 1850 сморщ. 7324 общее	2,96 : 1
2. Желтые семена X зеленые	желтые	желтые X желтые	6022 желтые 2001 зеленые 8023 общее	3,01 : 1
3. Окрашенные семен- ные оболочки X белые	окрашенные	окрашенные X окрашенные	705 окраш. 224 белые 929 общее	3,15 : 1
4. Вздутые стручки X сморщенные	вздутые	вздутые X вздутые	882 вздутые 229 сморщ. 1111 общее	2,95 : 1
5. Зрелые стручки X желтые	зеленые	зеленые X зеленые	428 зеленые 152 желтые 580 общее	2,82 : 1
6. Аксиальные цветки X терминальные	аксиальные	аксиальные X аксиальные	651 аксиальн. 207 термин. 858 общее	3,14 : 1
7. Длинные стебли X короткие	длинные	длинные X длинные	787 длинные 277 короткие 1064 общее	2,84 : 1

239

в таблице 15—2, не очень понятны. Но, объясняя их, Мендель внес свой огромный вклад в генетику.

Каждый признак Мендель обозначил символом, используя для этого самое простое — буквы алфавита. Введение символов облегчало ему изучение механизма наследственности. Символы позволили ему упростить свои наблюдения и представить их в виде схемы, более понятной, чем длинные словесные описания.

Проводя свои опыты, Мендель обнаружил, что круглая форма горошин была доминантным признаком по отношению к сморщенным при скрещивании растений, обладающих этими признаками. Он предположил, что признак круглых семян обусловлен доминантным элементом, который он обозначил символом А. Признак сморщенных горошин, контрастирующий с круглыми семенами,

вызван рецессивным элементом, обозначенным символом а. Примерно в 1910 г., вскоре после опытов Менделя, генетический элемент (доминантный или рецессивный) получил более короткое название — ген. Впредь мы будем пользоваться именно этим термином.

Далее, Мендель предположил, что каждому признаку в растении соответствует пара генов. Его натолкнуло на это следующее наблюдение: некоторые родительские растения с доминантным признаком давали потомство, часть которого несли рецессивный признак. Но ведь не могли же родители, имея доминантный признак, не содержать доминантного гена или давать потомство с рецессивным признаком, не обладая рецессивным геном. Следовательно, для каждого признака в растении должно содержаться по крайней мере по паре

генов: по одному того и другого рода. Каждый член такой пары генов называется аллелью.

Конечно, Мендель обращался к аллелям лишь в тех случаях, когда потомство отличалось от своих родителей. Однако, следуя старому доброму правилу, он приписал по паре аллелей на признак даже гомозиготным растениям. А правило гласило: «Приводя свои объяснения, не мудрствуй и будь последователен, пока факты не вынудят тебя поступить иначе».

Растение с родителями, гомозиготным по признаку круглых семян, можно, следовательно, обозначить **АА**. Иначе говоря, это растение получило две аллели круглых семян: по одной от каждого родителя. Соответственно для растения, гомозиготного по признаку сморщенных семян, надо написать символ **аа**: получено по одному гену **а** от каждого родительского растения. Гены для какого-либо признака, обозначенные парой символов, называются генотипом организма.

240

Теперь Мендель получил возможность проверить свои предположения об аллелях. Зная генотип каждого родителя, он мог предсказать характер и соотношения гамет, образуемых обоими родителями, а также потомства, которое из них разовьется.

Предположим, например, что у него было растение с генотипом **АА**. Какие гаметы можно ожидать? Правило очень простое: «Два члена каждой пары аллелей разделяются при формировании гамет, и в гамету поступает только по одной аллели от пары». В случае растения **АА** с идентичными членами пары аллелей все гаметы тоже будут одинаковыми. Согласно правилу, в каждой гамете будет содержаться по одной аллели **А**.

Давайте рассмотрим теперь другое растение с генотипом **аа**. Во всех его гаметах — как сперматозоидах, так и яйцеклетках — присутствует аллель **а**, поскольку лишь эти аллели возникают в данном растении.

Возьмем, наконец, третий возможный случай: растение с генотипом **Аа**. Мы читаем правило и применяем его к нашему случаю. **А** отделяется от **а**. В каждой гамете может быть либо одна аллель, либо другая, но не обе сразу. По-видимому, в одной половине гамет окажется **А**, а в другой — **а**.

Правило, согласно которому члены генной пары расходятся в разные гаметы, получило название закона расщепления. Устанавливая это простое правило, Мендель приписывал важную роль в наследственности случайности. Какую из двух аллелей получит данная гамета — дело случая. Различные сочетания двух гамет проще всего объяснить, предположив, в свою очередь, что и это — результат случайных обстоятельств.

● *Данные, полученные Грегором Менделем на основании его четко продуманных опытов с садовым горохом, позволили ему вывести первые законы наследственности. Он использовал несколько пар сходных родителей для получения многочисленного потомства; полученные результаты он затем подвергал математической обработке. Он установил, что при скрещивании двух разновидностей растения одна форма признака «доминирует» над другой. Однако доминирующий признак способен проявиться в следующем поколении и, следовательно, лишь временно может считаться рецессивным. Мендель обозначил признаки символами и сделал вывод, что каждый признак в растении обусловлен парой аллелей. При формировании гамет в нее поступает по одной аллели от каждой пары. Какая именно аллель окажется в данной гамете — по-видимому, дело случая.*

◆ Проверьте себя

1. Как Мендель использовал математику в своих генетических исследованиях? 2. Каким образом Мендель убедился в чистоте линий садового гороха, с которым он работал? 3. Что такое доминантный признак? 4. Что такое рецессивный признак? 5. Почему символы, введенные Менделем, удобнее для обозначения каждого признака, чем словесные объяснения? 6. Что такое аллель? 7. Что такое генотип организма? Приведите пример.

Вероятность и генетика

15—8. Что такое вероятность? Попытаемся четко представить себе всю цепь рассуждений Менделя. Для этого давайте ненадолго отвлечемся и рассмотрим, что такое теория вероятностей. Это математическая наука, пытающаяся предсказать, с какой вероятностью случится то или иное событие.

Вероятность позволяет нам оперировать с событиями особого рода: 1) такими, которые случаются иногда, но не всегда; 2) такими, для которых мы не можем назвать движущие силы, заставляющие или мешающие им происходить. Такие события называются случайными.

Яркими примерами случайных событий могут служить азартные игры, например, подбрасывание монеты: как часто выпадает «орел» и как часто «решка». Или кидание игральной кости — шестигранного кубика, у которого на одной грани нарисована одна точка, на другой две и т. д., до шести. Насколько часто будет выпадать «шестерка»? Всем, наконец, хорошо известны карточные игры. В каждой колоде есть карты четырех мастей: черви, бубны, трефы и пики, и на каждую масть приходится по тринадцать карт. Вытягивая карту из колоды, мы можем спросить: какова вероятность, что это будут черви? Сколько шансов за то, что карта окажется тузом? С какой уверенностью можно ожидать пиковую масть?

Все это типичные примеры случайных событий, и вопрос «Как часто?» — лишь краткая формулировка всех тех вопросов, на которые математическая теория вероятностей пытается найти ответ. Правильнее было бы задать вопрос так: с какой частотой мы можем ожидать это событие в заданном числе случаев? Обратите внимание, что мы сказали: «Как часто можно ожидать событие?», а не «Как часто произойдет это событие?»

Проще всего выразить вероятность в виде простой дроби. Например, ожидая, что событие произойдет в 5 случаях из 1000, мы можем просто сказать, что вероятность равна $5/1000$. А вероятность того, что монета выпадает «решкой», составляет $1/2$, или $5/10$, или $500/1000$ ($1/2$).

Предположим, у нас есть особая монета, у которой обе стороны «решки». Как выразить вероятность выпадения «решки»? Ответ прост и ясен: $1/1$. А если мы подбросим эту монету тысячу раз? Тогда — $1000/1000$. Ну, а теперь зададим заведомо абсурдный вопрос: какова вероятность выпадения «орла»? Ответ будет: $0/1000$ или, проще, $0/1$. Следовательно, вероятность этого события равна нулю, иными словами — оно невозможно.

Выразим теперь вероятность некоторых простых, уже известных нам событий. Для тренировки докажите, что вероятность приведенных ниже событий выражена правильно:

1. Вероятность вытянуть с первого раза пиковую масть из целой колоды карт равна $1/4$.

2. Шансы на то, что кубик остановится «двойкой» кверху, составляют $1/6$.

3. Вероятность для десятигранной игральной кости остановиться «двойкой» кверху равна $1/10$.

4. Шанс на гамету $\Delta\Delta$ от родителя $\Delta\Delta$ — $1/1$.

5. Вероятность образования гаметы Δ из родителя $\Delta\Delta$ — $0/1$.

6. Вероятность образования гаметы Δ из родителя $\Delta\Delta$ — $1/2$.

7. Вероятность образования гаметы Δ из родителя $\Delta\Delta$ — $1/2$.

15—9. Два закона теории вероятностей. Для понимания генетики необходимо запомнить два весьма важных закона теории вероятностей. Первый закон очень прост, но нарушает привычные представления. Он гласит: результаты одного осуществления случайного события не влияют на результаты более поздних свершений того же события.

Например, мы собираемся подбросить обычную монету. Чему равна вероятность ее выпадения «решкой»? Ответ мы знаем — $1/2$. А «орлом»? Тоже $1/2$. Предположим теперь, что мы подбросили монету 10 раз, и каждый раз выходила «решка». Перед тем как подбросить монету в 11-й раз, спросим себя: какова вероятность того, что выпадет «орел»? Суеверие говорит нам, что шансы на это теперь гораздо выше, чем до того, как 10 раз выпала «решка», что вероятность больше $1/2$. Но это совсем не так! Следуя здравому смыслу, приходится признать, что монета не «помнит» прежних событий, и вероятность выпадения «орла» в 11-й раз та же, что и в первый.

Теория вероятностей говорит то же самое: результаты независимых событий тоже независимы. Они не испытывают воздействия со стороны прежних результатов.

Второй закон теории вероятностей так же прост: вероятность одновременно совершения двух независимых собы-

тий равна произведению вероятностей совершения каждого из них в отдельности.

Предположим, мы выкидываем две игральные кости одновременно. Чему равна вероятность того, что одна из них остановится «тройкой» вверх? Ответ — $1/6$. А для второй кости? Тоже $1/6$. Следующий вопрос: чему равна вероятность того, что обе они при одновременном выкидывании остановятся «тройками» кверху? Ответ — $1/6 \times 1/6$, т. е. $1/36$, произведение их независимых вероятностей. Это гораздо более низкий шанс, чем принято думать.

Подумайте над таким вопросом: если «тройки» при бросании обоих кубиков могут выпасть одновременно лишь один раз из 36, то каковы будут остальные комбинации и их вероятность при 36 случаях? (Самопроверка: сложите затем все вероятности, и если они будут составлять в сумме 1, то вы учли все вероятности.)

15—10. Применение законов вероятности. Предположим, что в каком-то городе из двух девушек одна блондинка, а одна из каждых трех — с хорошей фигурой. Какова вероятность того, что первая встречная девушка окажется блондинкой с хорошей фигурой? Ответ: $1/2 \times 1/3 = 1/6$.

Предположим, далее, что одна девушка из каждых двух — блондинка, одна из каждых трех — с хорошей фигурой и одна из десяти — остроумная. Чему равна вероятность того, что первая встречная девушка окажется блондинкой, с хорошей фигурой и остроумной? Ответ — $1/2 \times 1/3 \times 1/10 = 1/60$. Вероятность встретить в этом городе стройную остроумную блондинку сама по себе очень невысока!

Возвращаясь к колоде карт, мы можем спросить: чему равна вероятность вытянуть туза? Поскольку на каждую масть приходится всего один туз, вероятность будет составлять $1/13$. Шансы же на то, чтобы вытянуть вообще пиковую масть, составляют $1/4$, так как каждая колода имеет карты четырех мастей. Вероятность вытянуть пикового туза равна произведению двух независимых вероятностей $1/13 \times 1/4 = 1/52$. А в колоде из 52 карт и есть всего один пиковый туз, следовательно, нашему правилу можно верить.

Обратимся еще к одному примеру из обыденной жизни, прежде чем снова вернуться к генетике. Если мы подбросим две монеты одновременно, чему равна вероятность того, что обе они выпадут «решкой»? Ответ — $1/2 \times 1/2 = 1/4$. А одновременно «орлом»? Опять-таки: $1/2 \times 1/2 = 1/4$. А вот теперь хитрый вопрос: каковы шансы на то, что одна монета выпадает «орлом», а другая «решкой»? Ответ будет не $1/4$, а $1/2$. Почему?

Отрицательный ответ не является исключением из второго принципа теории вероятностей (вероятность комбинаций событий равна произведению их независимых вероятностей). Дело в том, что есть два пути одновременного выпадения «орла» и «решки». Первая монета может выпасть «решкой» (вероятность — $1/2$), а другая — «орлом» (вероятность тоже $1/2$). Вероятность одновременного выпадения «орла» и «решки» в таком случае будет составлять $1/4$. Но ведь первая монета может выпасть «орлом» (вероятность $1/2$), а вторая — «решкой» (вероятность $1/2$). Итак, есть два пути получения комбинации «орел — решка», каждый с вероятностью $1/4$, а $1/4 \times 2 = 1/2$ (вышеприведенный ответ).

Вероятности подобных комбинаций событий можно подсчитывать гораздо быстрее путем алгебраического умножения, которое напоминает арифметическое, но несколько проще.

Обозначив «решку» буквой Р, а «орла» — буквой О, применим алгебраическое умножение для первого случая с монетой:

вероятность «решки» для одной монеты — $1/2 Р$,

вероятность «решки» для другой монеты — $1/2 Р$,

вероятность «решки» для обеих монет — $1/4 РР$.

Сделаем теперь подсчет для более сложного случая:

вероятности для одной монеты — $1/2 Р + 1/2 О$

вероятности для другой монеты — $1/2 Р + 1/2 О$

$1/4 РР + 1/4 РО$

$1/4 РО + 1/4 ОО$

$1/4 РР + 1/2 РО + 1/4 ОО$

Вы видите, как легко учесть все возможные комбинации с помощью этого метода. Уравнение включает вероятности всех возможных комбинаций (и в сумме они дают единицу).

15—11. Применение вероятности в генетике. Самые простые проблемы в генетике ничем не отличаются от подсчетов ожидаемых результатов при подбрасывании двух монет. Только вместо монет мы имеем дело с гаметами, а вместо их комбинации — с зиготами (да и само слово «зигота» означает «соединение в пару»).

Предположим, что имеется родитель с генотипом **AA**. Какие гаметы он образует и в каком соотношении? Не забывайте, что при образовании гамет родителями члены каждой пары аллелей расходятся, и в гамету поступает лишь по одной аллели от пары. Это аналогично подбрасыванию монеты с «решкой» на обеих сторонах. Одну аллель **A** получит одна из гамет, а вторую — другая гамета из той же созревающей зародышевой клетки. То же самое можно сказать про тысячи тысяч созревающих зародышевых клеток, которые образуют гаметы таким образом, что обе половины из них получают **A**. Мы можем написать:

вероятные гаметы от родителей
 $AA \rightarrow \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} A = \text{все } A$.

Точно так же мы можем перечислить две другие возможности:

вероятные гаметы от родителей
 $aa \rightarrow \frac{1}{2} a + \frac{1}{2} a = \text{все } a$;

вероятные гаметы от родителей
 $Aa \rightarrow \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} a$.

Для упрощения изложения введем два новых термина — «гомозиготный» и «гетерозиготный». Мы уже упоминали, что «зиго» означает «пара». Префикс «гомо» значит «такой же» или «одинаковый», а «гетеро» — «разный». Гомозиготной называется, следовательно, пара одинаковых аллелей, а гетерозиготной — пара различных аллелей. Иными словами, организм с генотипом **AA** или **aa** обладает одинаковыми аллелями и является гомозиготным. Наоборот, организм с генотипом **Aa** будет гетерозиготным.

Попробуем теперь решить простую генетическую задачу. Какое потомство следует ожидать при скрещивании гете-

розиготного организма (**Aa**) с гомозиготным (**aa**)?

Мы можем определить генотипы зигот, перемножив гаметы одного родителя с гаметами другого:

$$\begin{array}{r} \text{гаметы от родителя } Aa \quad \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a \\ \times \\ \text{гаметы от родителя } aa \quad \frac{1}{1}a \\ \hline \text{потомство} \quad \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{2}aa \end{array}$$

Решить эту проблему можно и иначе — поместив вероятные гаметы с двух сторон «таблицы генетического умножения». Для этого надо также перемножить вероятности, определив тем самым все возможные комбинации гамет:

		вероятные гаметы	
		$\frac{1}{2}A$	$\frac{1}{2}a$
вероятные гаметы от родителя aa	$\frac{1}{1}a$	$\frac{1}{2}Aa$	$\frac{1}{2}aa$

Рассмотрим теперь проблему с двумя гетерозиготными родителями. Это самая трудная проблема при рассмотрении одной пары аллелей. Она соответствует случаю с двумя монетами. Мы опять разделяем аллели по гаметам с вероятной частотой и перемножаем:

$$\begin{array}{r} \text{вероятные гаметы от родителя } Aa: \quad \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a \\ \times \\ \text{вероятные гаметы от другого родителя } Aa: \quad \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a \\ \hline \frac{1}{4}AA + \frac{1}{4}Aa \\ \frac{1}{4}Aa + \frac{1}{4}aa \\ \hline \text{вероятное потомство: } \frac{1}{4}AA + \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{4}aa \end{array}$$

К таким же выводам можно прийти на основании таблицы генетического умножения, помещая с двух ее сторон вероятности различных гамет:

		вероятные гаметы от родителя Aa	
		$\frac{1}{2}A$	$\frac{1}{2}a$
вероятные гаметы от другого родителя Aa	$\frac{1}{2}A$	$\frac{1}{4}AA$	$\frac{1}{4}Aa$
	$\frac{1}{2}a$	$\frac{1}{4}Aa$	$\frac{1}{4}aa$

Теперь, складывая одинаковые выражения (гетерозиготы Аа), мы получаем соотношения ожидаемого потомства в следующем поколении:

$$1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa.$$

Иными словами, вероятность при скрещивании двух гетерозигот будет следующая: 1/4 потомства окажется гомозиготной по доминантному признаку (обе аллели одинаковы и доминантны), 1/2 — гетерозиготной, а 1/4 — гомозиготной по рецессивному признаку (обе аллели одинаковы и рецессивны).

15—12. Объяснение результатов, полученных Менделем. Можно считать, что мы заложили достаточно глубокую основу, чтобы попытаться понять полученные Менделем результаты. Осталось определить еще одно понятие — фенотип. Если генотип соответствует «генной формуле» организма по какому-то определенному признаку (например, АА, или Рр, или ее), то фенотип — это комплекс признаков, внешний вид организма с определенным генотипом.

Имея это в виду, мы можем теперь обратиться к экспериментальным результатам Менделя и попытаться найти им объяснение. Если обозначить аллель круглых семян символом А, а аллель сморщенных горошин — символом а, то исходные чистые линии, с которыми работал Мендель, будут обладать, очевидно, генотипами АА и аа.

Скрещивание родителей показано в таблице 15—3.

Таблица 15—3

Скрещивание родителей (круглые х сморщенные семена)

Фенотипы Р:	круглые	×	сморщенные
Генотипы Р:	АА		аа
Гаметы Р:	1/1 А		1/1 а
Генотип F ₁ :	1/1 Аа		
Фенотип F ₁ :	все круглые		

Для получения следующего поколения (F₂) Мендель предоставил поколению F₁ возможность самоопыляться. Нам остается, следовательно, рассмотреть проблему, которую мы уже решили, — гетерозиготного скрещивания (табл. 15—4).

Таблица 15—4

Скрещивание F₁ (круглые х круглые семена)

Фенотипы F ₁ :	круглые	×	круглые
Генотипы F ₁ :	Аа		Аа
Гаметы F ₁ :	1/2 А, 1/2 а		1/2 А, 1/2 а
Генотипы F ₂ :	1/4 АА + 1/2 Аа		+ 1/4 аа
	круглые		сморщенные
Фенотипы F ₂ :	3/4		1/4

Соотношение круглых (3/4) и сморщенных (1/4) семян можно выразить как 3 : 1. Примерно это соотношение Мендель и получил, работая с многочисленным потомством от различных скрещиваний. Так, из 7324 рассмотренных им в потомстве семян 5474 оказались круглыми, а 1850 сморщенными (табл. 15—2). Соотношение между этими цифрами равно 2,96 : 1. Обратите внимание, что истинные значения несколько отклоняются от «идеального» отношения 3 : 1, даже если было рассмотрено весьма многочисленное потомство.

Прибегнув к помощи законов вероятности, Мендель получил возможность вывести свои заключения. Смысл их заключается в следующем:

1. Наследование признаков определяется специальными элементами, или генами.

2. На каждый признак в растении приходится по две аллели, которые могут быть одинаковыми или разными.

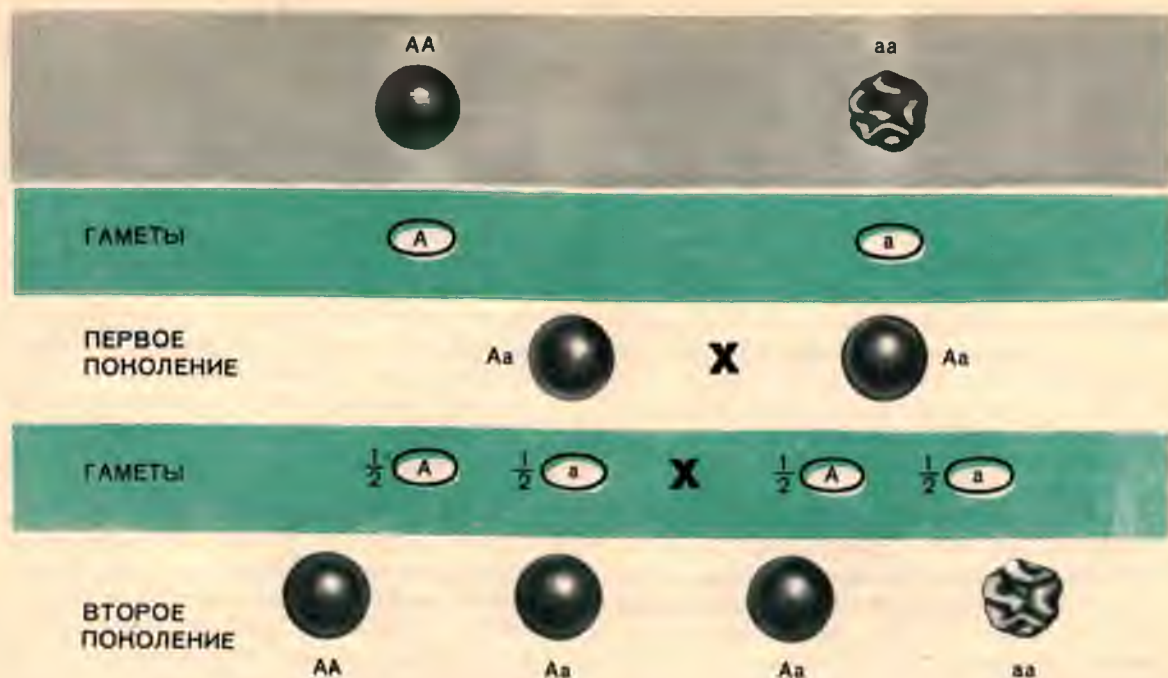
3. Если две аллели различны, то одна из них (доминантная) проявляется, а другая (рецессивная) остается скрытой.

4. Аллели в неизменном виде распределяются между гаметами с одинаковой вероятностью.

5. При оплодотворении происходит случайное объединение гамет, приводящее к предсказанному соотношению признаков среди потомства.

На рисунке 15—5 схематически изображено одно из скрещиваний, проведенных Менделем.

● Мендель скрещивал чистые линии растений садового гороха, а полученные результаты объяснял на основании своих математических и биологических знаний. Это позволило ему разработать гипотезу, объясняющую распределе-



15—5. Проведенное Менделем скрещивание растений гороха, образующих круглые и сморщенные семена.

ние признаков среди потомства, полученного от скрещиваний.

Мендель исходил из теории вероятности; он считал, что распределение генов по гаметам и их объединение при оплодотворении носит чисто случайный характер. Его методы не утратили своего значения и по сегодняшний день для решения генетических проблем.

Мендель установил, что при скрещивании двух чистых линий один признак всегда проявляется. Такие признаки он назвал доминантными. Другой признак, проявляющийся лишь в следующем поколении (F₂), он обозначил рецессивным.

Этими терминами мы пользуемся и по сей день для описания поведения сходных пар аллелей.

◆ Проверьте себя

1. Чему равна вероятность четырехгранника (тетраэдра) упасть на одну определенную сторону? 2. Где применяется теория вероятностей? 3. Назовите два принципа вероятности, которые применяются в генетике. 4. Приведите пример гомозиготной пары аллелей и пример гетерозиготной пары. 5. Что такое фенотип? 6. Как фенотип связан с генотипом? 7. Какие символы использовал Мендель в своей работе?

Наследование признаков в потомстве

15—13. Доминантность. Изучая разные признаки садового гороха, Мендель заметил, что одна форма признака всегда доминировала над другой. Промежуточные формы в потомстве никогда не появлялись. Однако Мендель работал только с одним видом растения. Не подтвердив его опыты на самых разнообразных организмах — животных, растениях и одноклеточных, мы не имеем права применять законы Менделя к наследованию признаков у всех организмов.

Рассмотрим пример наследования признака у животных. Если мы скрестим гомозиготного (чистая линия) самца морской свинки черного цвета с гомозиготной же (чистая линия) самкой морской свинки белого цвета, то все поколение F₁ будет черного цвета и, очевидно, гетерозиготным по гену белой окраски. Следовательно, черный мех морских свинок доминантен по отношению к белому меху. Если процесс образования гамет у животных аналогичен таковому у растений, то, по-видимому, половина яйцеклеток будет нести ген черного меха,

а половина — ген белого меха. То же самое можно сказать про сперматозоиды. В поколении F_2 мы можем ожидать следующие соотношения: $1/4$ — гомозиготные черные, $1/2$ — гетерозиготные черные и $1/4$ — гомозиготные белые. Если мы рассмотрим результаты многочисленных скрещиваний, то действительно получим эти соотношения — те самые, что Мендель нашел для гороха. Следовательно, законы Менделя применимы не только к гороху, но и к морским свинкам (рис. 15—6).

Мы можем повторять этот опыт на самых разнообразных растениях и животных. Очень часто мы будем получать результаты, свидетельствующие о том, что если две аллели различны, то одна из них может быть доминантной по отношению к другой. При скрещивании организма, гомозиготного по доминантной аллели, с организмом, гомозиготным по рецессивной аллели, $3/4$ потомства в поколении F_2 , как правило, обнаруживают доминантный фенотип, а $1/4$ — рецессивный.

246

15—14. Отсутствие доминантности. Известны, однако, случаи, когда один член пары аллелей не является доминантным по отношению к другому. Взаимодействие такой пары дает иную картину наследования признаков.

Например, телата шортгорнского скота, полученные от скрещивания рыжего быка ($C^R C^R$) с белой коровой ($C^W C^W$), гетерозиготны ($C^R C^W$). Однако шерсть их будет не рыжей и не белой, как можно было бы ожидать, а чалой (средняя окраска между рыжей и белой). Если скрестить чалого быка ($C^R C^W$) с чалой коровой ($C^R C^W$), то вероятность распределения окраски у телят будет следующая: белая — $1/4$ ($C^W C^W$), чалая — $1/2$ ($C^R C^W$) и рыжая — $1/4$ ($C^R C^R$). Это скрещивание изображено на рисунке 15—7.

В случае отсутствия доминантности мы сталкиваемся с новым генетическим соотношением в поколении — $1/4 : 1/2 : 1/4$. При иных взаимодействиях между аллелями возможны и другие соотношения. Формулы наследственности позволяют судить о взаимодействии генов.

15—15. Проверочное скрещивание. В вышеописанном случае генотип можно было определить сразу по окраске шерсти телят. Чаще же при этом возникают трудности; вспомним, например, наследова-

ние черного и белого меха у морских свинок. Мы затрудняемся сказать, была ли черная свинка гомозиготной или гетерозиготной, по аллели черного меха. Нередко бывает важно знать, гетерозиготен данный организм или нет. Генетику помогает выяснить этот вопрос проверочное скрещивание.

Метод состоит в следующем. Организм с неизвестным генотипом скрещивают с другим организмом, гомозиготным и рецессивным по этому признаку. Потомство от такого скрещивания получит по одному рецессивному гену от гомозиготного рецессивного родителя. Если потомство получит ту же рецессивную аллель и от второго родителя, то оно проявит рецессивный фенотип. Так, черную морскую свинку с неизвестным генотипом можно скрестить с белой (гомозиготной рецессивной) свинкой. Если среди всего потомства обнаружится хотя бы одна белая свинка (гомозиготная рецессивная), то, следовательно, черная морская свинка с неизвестным генотипом является носителем рецессивной аллели и потому гетерозиготна (рис. 15—8).

15—16. Множественные аллели. Мы научились решать генетические проблемы для двух разных аллелей, например А и а. Некоторые признаки могут определяться еще большим количеством различных аллелей. Такие аллели называются множественными. Эти аллели в любом попарном сочетании могут находиться в любой клетке. Подчеркиваем, что только две аллели данного гена способны одновременно присутствовать в генотипе. Как и всегда, одна аллель поступает от отца, другая — от матери.

Поясним это на одном примере. Группа крови человека (А, В, АВ или О) зависит от содержания либо отсутствия в его эритроцитах специфических белков (А и В). Так, человек с группой крови А обладает белком А, у человека с нулевой группой эти белки совсем отсутствуют и т. д. Это очень важный и интересный факт — генетический контроль группы крови человека.

Итак, группу крови определяют три основные аллели: А, В и О. Между прочим, именно на этих аллелях было впервые показано для человека, что они ведут себя подобно гипотетическим элементам Менделя — генам. Человек может иметь по две такие аллели, но не больше двух.

Интересны взаимоотношения между этими тремя аллелями. Если человек имеет обе аллели А и В, то доминантность отсутствует: проявляются обе аллели и группа крови будет АВ. В то же время и А и В доминантны по отношению к О, поэтому только в отсутствие аллелей А и В человек имеет нулевую группу крови. Взаимосвязь между этими аллелями показана на таблице 15—5.

Таблица 15—5
Генетика групп крови А—В—О

Фенотип	Генотип	Белки в эритроцитах
Группа А	АА или АО	А
Группа В	ВВ или ВО	В
Группа АВ	АВ	А и В
Группа О	ОО	нет

Человек с группой крови АВ или О может иметь лишь один генотип. Наоборот, обладатель аллелей А и В способен относиться к одному из двух возможных генотипов. К какому именно — помогает иногда установить группа крови родителей или потомства.

Задача. Группа крови мужа — А, группа крови жены — АВ. Какие группы крови следует ожидать у их детей? Примечание: мы не знаем, гомозиготен ли муж по группе А (генотип АА) или гетерозиготен (генотип АО). Если у детей будет группа крови А или АВ, то все равно не узнаем. Но если родится ребенок с группой крови В, то это будет означать, что он гетерозиготен.

Задача. Предположим невероятное, а именно, что двух новорожденных перепутали в родильном доме. Чтобы разобраться, каким родителям принадлежит тот или иной младенец, составили таблицу групп крови обоих новорожденных и их родителей:

первый младенец	— группа О
второй младенец	— группа А
миссис Браун	— группа В
мистер Браун	— группа АВ
миссис Смит	— группа В
мистер Смит	— группа В

Помогите родителям разобраться в своих младенцах и установите генотипы всех этих людей.

15—17. Наследование двух признаков. Иногда генетику надо проследить за одновременным наследованием двух различных признаков. Мендель ставил подобные опыты и с успехом следил одновременно за двумя парами аллелей.

Мы без особого труда можем предсказать, что произойдет при таком скрещивании, применяя те же методы, что и раньше. Проблема не труднее тех, которые мы уже рассмотрели, она лишь отнимет больше времени.

Каждая пара аллелей ведет себя независимо от другой. Поэтому мы можем рассмотреть их по отдельности, а затем объединить результаты, воспользовавшись вторым принципом вероятности.

Мендель изучал в одном и том же опыте два признака: форму семян (круглую или сморщенную) и их цвет (желтый или зеленый). Из предварительных опытов по изучению наследования цвета он уже знал, что желтые семена доминантны по отношению к зеленым. Теперь он скрестил растение, имеющее круглые желтые семена, с растением, образующим сморщенные зеленые горошины.

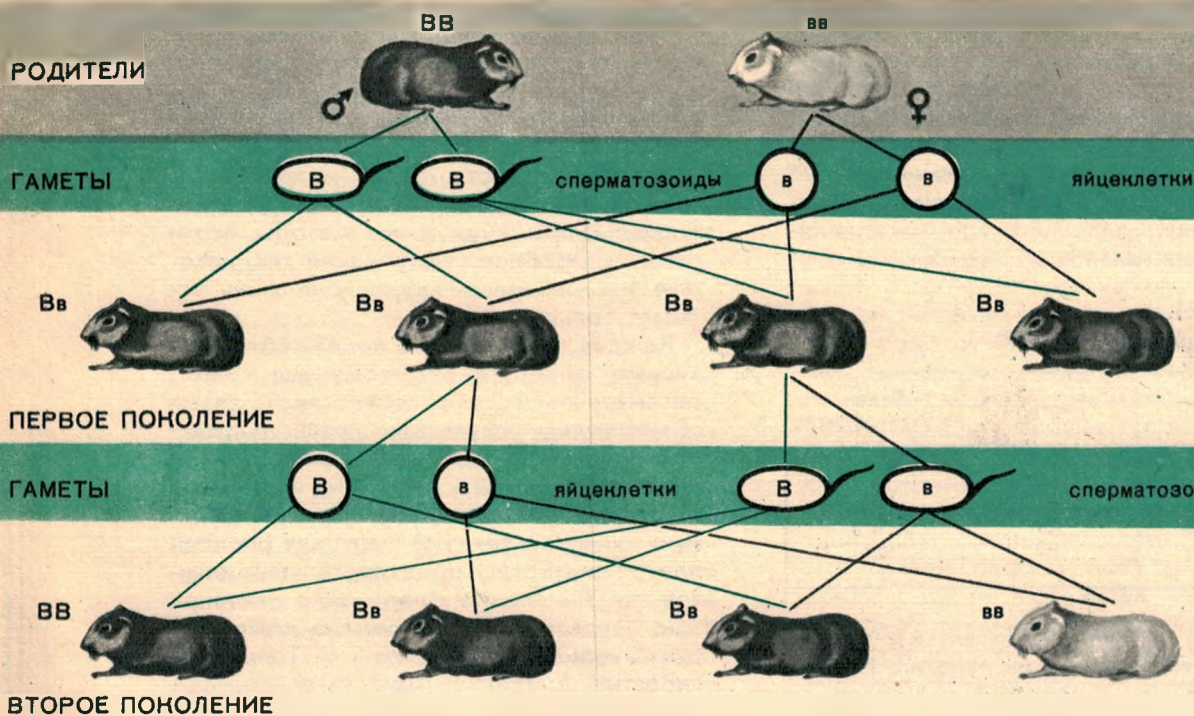
Вспомним теперь опыты Менделя по скрещиванию растений гороха с круглыми горошинами и со сморщенными семенами. Все растения в первом поколении будут иметь круглые семена, во втором же $3/4$ потомства даст круглые горошины, а $1/4$ — сморщенные. В аналогичном опыте (см. табл. 15—2) Мендель установил, что при скрещивании желтых и зеленых семян все горошины в первом поколении будут желтыми, во втором поколении $3/4$ потомства образует желтые семена, а $1/4$ — зеленые.

Давайте перемножим теперь результаты от этих двух независимо ведущих себя пар аллелей, чтобы получить ожидаемые соотношения семян с различными признаками. Мы получим:

$$\begin{array}{l} \times \quad 3/4 \text{ круглых} + 1/4 \text{ сморщенных} \\ \quad 3/4 \text{ желтых} + 1/4 \text{ зеленых} \end{array}$$

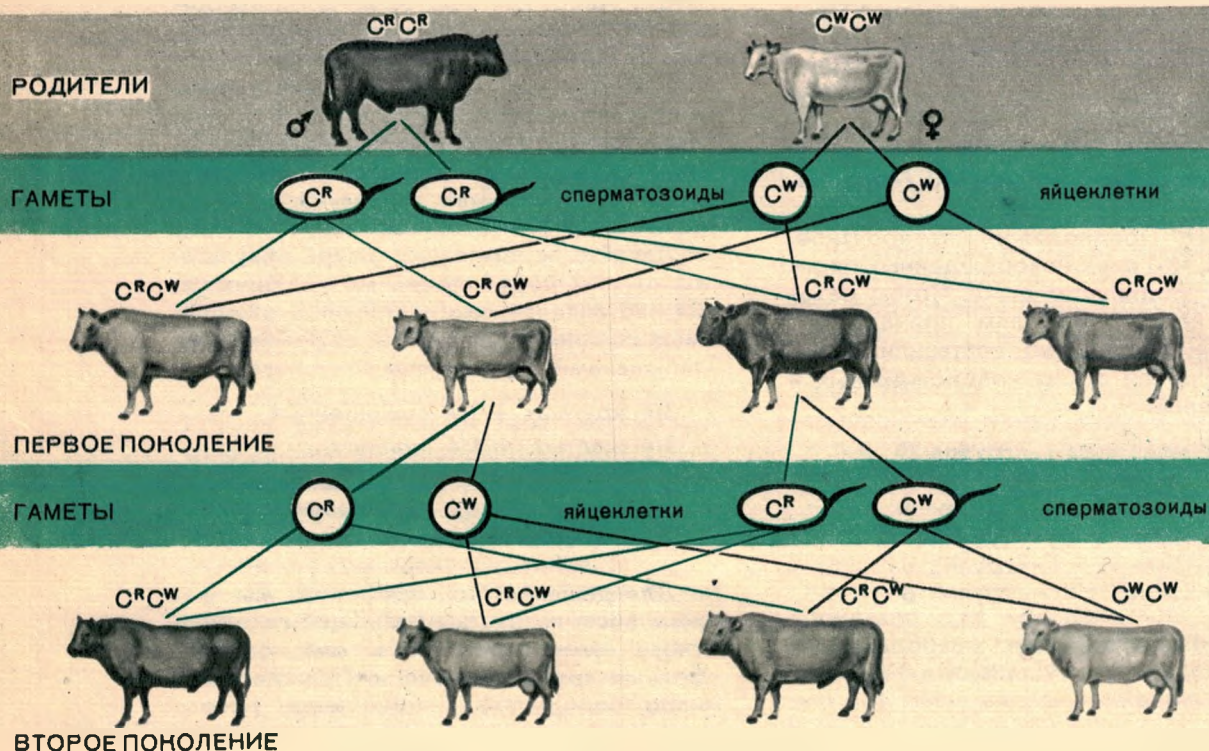
$$\begin{array}{l} 9/16 \text{ круглых, желтых} + 3/16 \text{ сморщенных,} \\ \quad \text{желтых} + 3/16 \text{ круглых, зеленых} + \\ \quad + 1/16 \text{ сморщенных, зеленых} \end{array}$$

Для решения этой проблемы мы можем воспользоваться таблицей генетического умножения, хотя она отнимет больше труда и времени. Прежде всего надо определить, какого вида гаметы

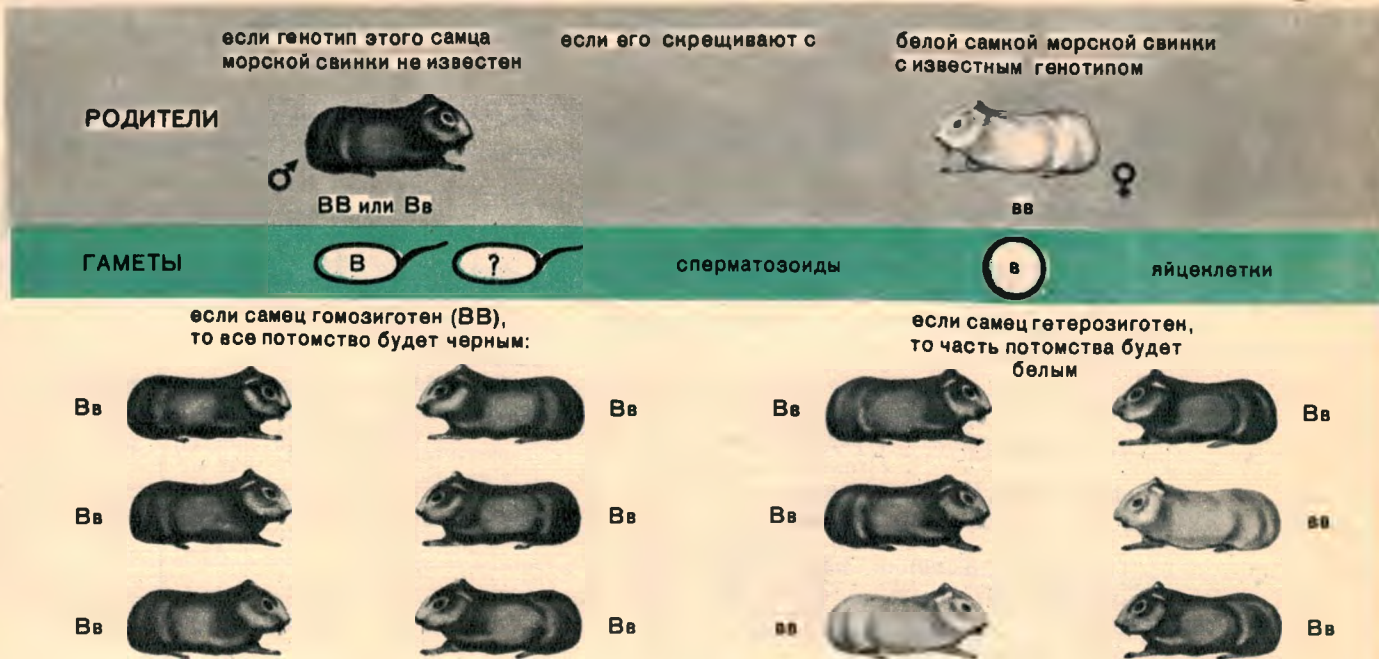


248 15—6. Законы Менделя проявляются и при скрещивании черной и белой морских свинок.

15—7. При скрещивании шортгорнского скота доминантность не проявляется в наследовании окраски шерсти.



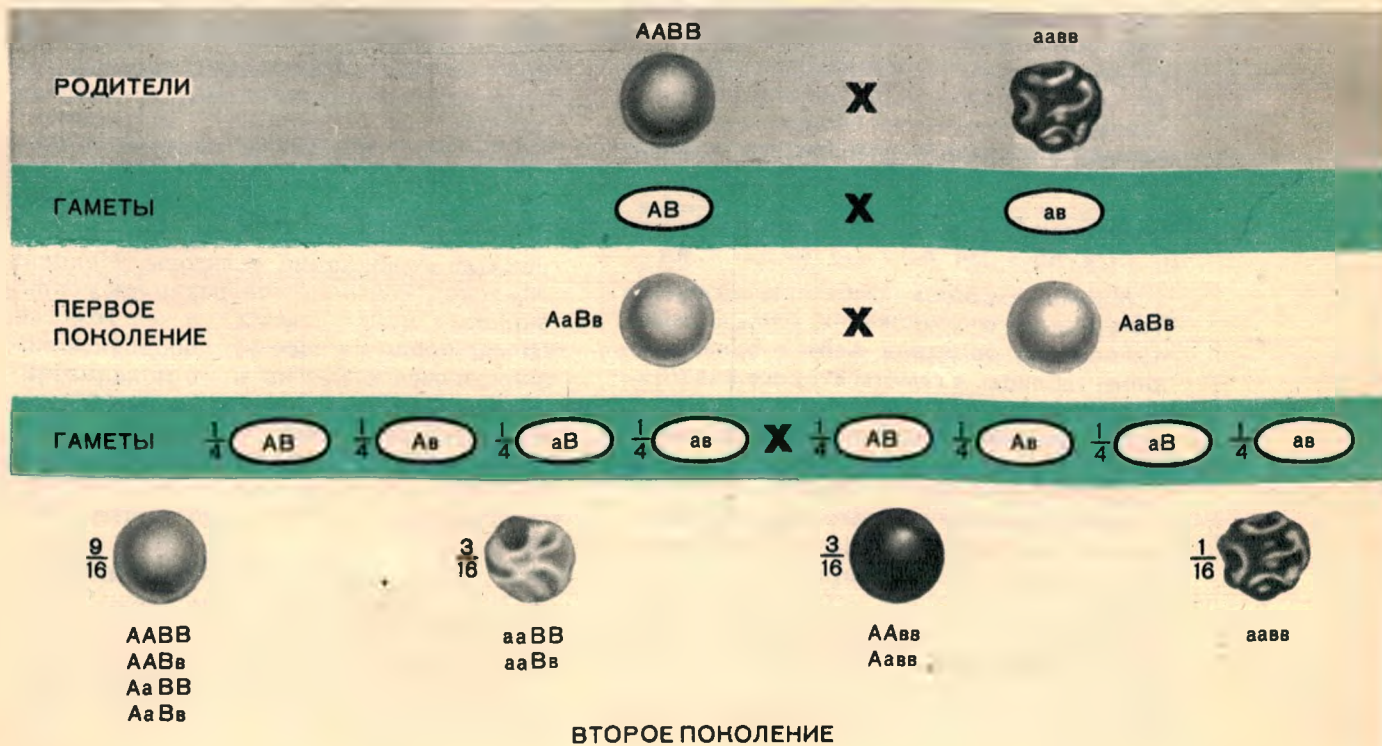
ПРОВЕРОЧНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ



15—8. Проверочное скрещивание позволяет установить носителя специфической рецессивной аллели.

249

15—9. Чтобы изучить наследование двух признаков, Мендель окрестил растения гороха, образующие круглые желтые семена, с растениями, дающими сморщенные зеленые горошины. Полученные результаты подтверждают закон независимого расщепления.



образует каждое растение. Обозначив символами **A** и **a** круглые и сморщенные семена, а символами **B** и **b** — желтые и зеленые, будем последовательно писать:

фенотипы:

P — круглые, желтые \times сморщенные, зеленые

генотипы:

P — **AABB** \times **aabb**

Во всех гаметах, образованных родителями, содержится только по одной из каждой пары аллелей **A** и по одной — из каждой пары аллелей **B**:

гаметы: **P** $\frac{1}{1}$ **AB** $\frac{1}{1}$ **ab**

генотипы: **F₁** $\frac{1}{1}$ **AaBb**

фенотипы: **F₁** все семена круглые, желтые

При самоопылении растений, развившихся из этих семян, произойдет следующее:

фенотипы: **F₁**

— круглые, желтые \times круглые, желтые

250

генотипы: **F₁** **AaBb** \times **AaBb**

Рассматривая образование гамет **F₁**, мы следуем тем же правилам. Каждая гамета получает либо **A**, либо **a** (вероятность равна $\frac{1}{2}$), а также либо **B**, либо **b** (вероятность равна тоже $\frac{1}{2}$). Чтобы найти вероятность гаметы каждого типа, надо перемножить две вероятности. Например, вероятность получения гаметы **aB**: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Так же следует поступить и для остальных комбинаций.

Гаметы: **F₁**

$\frac{1}{4}$ **AB** + $\frac{1}{4}$ **Ab** + $\frac{1}{4}$ **aB** + $\frac{1}{4}$ **ab**

Мы можем опять прибегнуть к таблице генетического умножения, написав гаметы первого родителя **AaBb** с одной стороны таблицы, а гаметы второго (**AaBb**) — с другой (табл. 15—6).

Теперь нужно выписать все возможные генотипы, а против них — соответствующие фенотипы (табл. 15—7).

Метод алгебраического умножения гораздо быстрее и проще по сравнению с методом генетического умножения. Впрочем, вы можете пользоваться тем, который вам больше нравится. Оба они дадут правильный ответ, оба помогут вам понять сущность генетических процессов.

Таблица 15—6

Вероятные генотипы **F₂**, если оба родителя **F₁** гетерозиготны по каждому из двух признаков

		Вероятные гаметы от одного родителя Aa Bb			
		$\frac{1}{4}$ AB	$\frac{1}{4}$ Ab	$\frac{1}{4}$ aB	$\frac{1}{4}$ ab
Вероятные гаметы от другого родителя AaBb	$\frac{1}{4}$ AB	$\frac{1}{16}$ AABB	$\frac{1}{16}$ AABb	$\frac{1}{16}$ AaBB	$\frac{1}{16}$ AaBb
	$\frac{1}{4}$ Ab	$\frac{1}{16}$ AABb	$\frac{1}{16}$ AAbb	$\frac{1}{16}$ AaBb	$\frac{1}{16}$ Aabb
	$\frac{1}{4}$ aB	$\frac{1}{16}$ AaBB	$\frac{1}{16}$ AaBb	$\frac{1}{16}$ aaBB	$\frac{1}{16}$ aaBb
	$\frac{1}{4}$ ab	$\frac{1}{16}$ AaBb	$\frac{1}{16}$ Aabb	$\frac{1}{16}$ aaBb	$\frac{1}{16}$ aabb

Вероятные генотипы **F₁**.

● Когда Мендель в своих опытах прибегнул к такому анализу, он обнаружил, что предсказания и результаты почти полностью согласуются. Распределяясь между гаметами, гены для различных признаков ведут себя независимо друг от друга. Этот вывод получил название закона независимого расщепления. Применение простых математических правил помогло Менделю разобраться в сложных генетических проблемах. Благодаря представлению о генетических элементах (генах), переходящих от своих родителей в гаметы и объединяющихся затем путем случайных комбинаций в зиготы, Мендель объяснил соотношение различных признаков, наблюдаемых в потомстве. (В следующей главе мы подробнее познакомимся с генами и их локализацией в клетке.)

При взаимодействии двух аллелей иногда наблюдается доминантность, а иногда — нет. Если нет, то гетерозигота отличается от обоих гомозиготных родителей.

В случае множественных аллелей наличие (или отсутствие) доминантности зависит от того, какие именно аллели объединились в пару.

В генетических опытах можно одновременно изучать более одной пары при-

Таблица 15—7

Сводная таблица F_2 генотипов и фенотипов, если оба родителя F_1 гетерозиготны по каждому из двух признаков

Генотипы	Фенотипы	
$\frac{1}{16}$ AABB	$\frac{1}{16}$ круглые, желтые	} $\frac{9}{16}$ круглые, желтые
$\frac{2}{16}$ AABb	$\frac{2}{16}$ круглые, желтые	
$\frac{2}{16}$ AaBB	$\frac{2}{16}$ круглые, желтые	
$\frac{4}{16}$ AaBb	$\frac{4}{16}$ круглые, желтые	
$\frac{2}{16}$ aaBb	$\frac{2}{16}$ сморщенные, желтые	} $\frac{3}{16}$ сморщенные, желтые
$\frac{1}{16}$ aaBB	$\frac{1}{16}$ сморщенные, желтые	
$\frac{2}{16}$ Aabb	$\frac{2}{16}$ круглые, зеленые	} $\frac{3}{16}$ круглые, зеленые
$\frac{1}{16}$ AAbb	$\frac{1}{16}$ круглые, зеленые	
$\frac{1}{16}$ aabb	$\frac{1}{16}$ сморщенные, зеленые	} $\frac{1}{16}$ сморщенные, зеленые

знаков, анализируя их примерно так же, как и в случае скрещиваний с одной парой аллелей.

♦ Проверьте себя

1. Что такое множественные аллели? 2. Вернитесь к первой задаче (15—16) и докажите, что ребенок с группой крови В гетерозиготен. 3. Перечислите группы крови детей, если их родители имеют группы О и АВ. Объясните, почему. 4. Объясните применение второго закона теории вероятности в генетике на примере наследования двух признаков. 5. Применимы ли законы Менделя (выведенные для садового гороха) к другим организмам? Объясните.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Развитие и существование организма находится под контролем двух важнейших факторов: наследственности и среды. Для упрощения изложения мы рассматриваем их по отдельности, но в действительности они тесно переплетены. Каким станет организм, зависит от сложного взаимодействия наследственности и среды.

Механизм наследственности оставался окутанным тайной, пока Грегор Мендель, используя ряд контрастирующих признаков, не приступил к своим опытам с садовым горохом. На основании получен-

ных результатов он пришел к выводу, что наследственность контролируется несколькими независимыми друг от друга элементами, которые мы сейчас называем генами. Каждый наследуемый признак (форма семян, положение цветка, высота растений и т. д.) находится под контролем пары генов. Один член каждой пары поступает от отца, а другой — от матери.

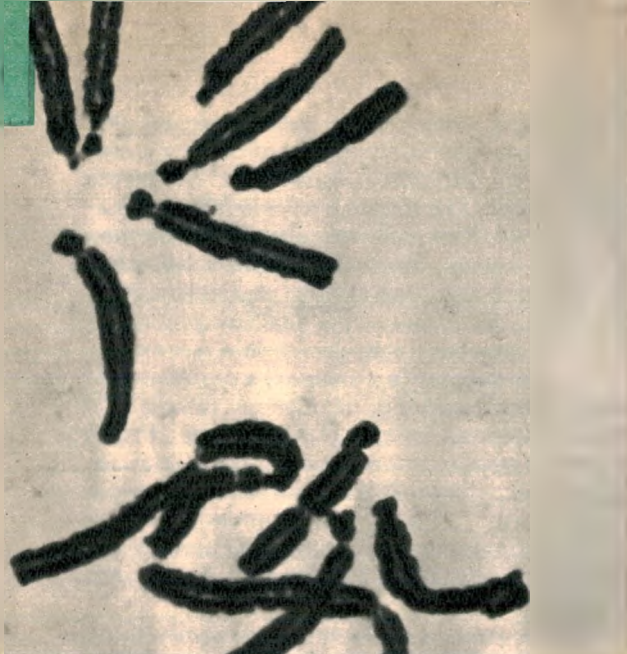
Новые зиготы (в семенах) со временем развиваются во взрослые растения, и в свою очередь образуют гаметы. Члены каждой пары генов расходятся и по одному поступают в сперматозоид или в яйцеклетку. Разделение членов генной пары подчиняется закону расщепления; иначе говоря, гены расходятся и поступают в разные гаметы.

После оплодотворения каждый ген в зиготе соединяется с новой аллелью. Расщепление и объединение различных генов в организме происходит, по-видимому, независимо друг от друга. Это правило, справедливое для диплоидных организмов, получило название закона независимого расщепления.

Итак, одно из важнейших открытий Менделя заключалось в том, что каждая пара генов расходится, поступая в разные гаметы. Путем случайных комбинаций эти гены соединяются затем с членами других генных пар в зиготах потомства.

Далее Мендель заключил, что, соединяясь в зиготе в новые пары, гены не оказывают друг на друга никакого влияния. Об этом свидетельствовало сохранение свойств рецессивных генов при появлении признаков, которые они контролировали, в потомстве ряда растений, даже если у родителей эти признаки не наблюдались. Например, ген белой семенной оболочки оставался «определителем» белого цвета и в том случае, когда он был связан с геном окрашенной семенной оболочки.

Применение законов теории вероятности для анализа экспериментальных результатов Менделя позволяет понять получаемые генетические соотношения и предсказывать их для потомства от производимых нами скрещиваний. Эти методы одинаково удобны для всех случаев: наблюдается доминантность или нет, изучается одновременно наследование одного признака при скрещивании или нескольких.



Наследственная роль ядерного материала была установлена благодаря изучению локализации, структуры и поведения хромосом растительной клетки (таких, как, например, эти).

252

*

Гены и хромосомы

На основании результатов, полученных в опытах с садовым горохом, Мендель заключил, что наследственность контролируется независимыми друг от друга элементами. Мы называем сейчас эти элементы генами. Мендель считал, что каждый признак (форма семян, положение цветка, высота растения и т. д.) контролируется парой одинаковых генов. По его мнению, одна аллель каждого гена поступает от матери, а другая — от отца.

Далее, Мендель пришел к выводу, что в процессе формирования гамет две аллели генной пары расходятся в разные гаметы. Следовательно, при оплодотворении каждая аллель получает нового партнера. В опытах по одновременному изучению наследования нескольких признаков разные пары аллелей вели себя независимо друг от друга. Так, признак формы семян наследовался независимо от признака их окраски.

Законы Менделя прекрасно согласовались с экспериментальными данными, полученными им при скрещивании растений гороха. Однако до недавнего времени многие важные вопросы оставались без ответа. Существуют ли в действительности гены, постулированные Менделем? А если да, то где они локализованы? Ведут ли они себя так же, как и гипотетические гены Менделя: расщепляются ли аллели при формировании гамет и распределяются ли они независимо друг от друга?

В поисках объяснения закона Менделя

16—1. Забвение работ Менделя. Мендель опубликовал результаты своих опытов с садовым горохом в 1865 г. В последующие годы продолжалась селекция разнообразных растений и животных. Биологи пытались найти объяснение получаемым ими результатам, но без всякого успеха. Селекционеры и не подозревали, по-видимому, о существовании статьи Менделя, дающей ответы на многие из их вопросов.

Столь долгое забвение работы Менделя — интересная глава в истории науки. Даже те немногие биологи, которые ознакомились со статьей Менделя, не желали признать, что такой биологический процесс, как селекция растений, можно объяснить при помощи математики. Наука не решалась сделать шаг вперед. Мендель в сущности намного опередил свое время, и биологи тогда еще не были подготовлены к восприятию его замечательного открытия.

Лишь в 1900 г., 35 лет спустя после опубликования Менделем своих результатов и совсем незадолго до его смерти, три биолога «открыли» его статью. Независимо друг от друга они работали над теми же селекционными проблемами, что в свое время и Мендель. Они проводили свои исследования в разных европейских странах, но результаты каждого из них согласовались тем не менее с результатами, полученными Менделем. Карл Корренс в Германии, Хьюго де Фриз в Голландии, Эрих Чермак фон Сейсенег в Австрии независимо друг от друга обнаружили Менделя, когда писали статью по собственным экспериментальным данным. Очевидно, просто «назрело время». Каждый из трех ученых признал за Менделем право первооткрывателя. Тогда-то и родилась современная генетика — с признания этими исследователями огромного значения опытов Менделя, основы, на которой могут быть построены все будущие работы по изучению наследственности.

16—2. Теория Саттона, объясняющая законы Менделя. Сам Мендель не мог в ту пору обладать достаточными знаниями о микроскопических структурах клетки. Как только в 70—80-х годах прошлого века были разработаны методы окрашивания

клеток, цитологи составили подробное описание митоза и мейоза. Однако открытия, сделанные в цитологии, могли быть увязаны с генетическими исследованиями не раньше, чем вспомнили о работе Менделя.

Эта заслуга принадлежала Уолтеру Саттону — молодому аспиранту, работавшему в Колумбийском университете. Статьи Саттона были опубликованы в 1902—1903 гг. Позднее он оставил биологию ради медицины.

Саттон усмотрел сходство между гипотетическим поведением генов Менделя и поведением хромосом, наблюдаемым при мейозе. По его убеждению, сходство было слишком велико, чтобы носить чисто случайный характер. Исследования Саттона и других ученых убедили биологов в том, что гены — это конкретные материальные единицы, локализованные в определенных участках хромосом.

Давайте проследим за рассуждением Саттона. Само по себе оно яркий пример того, что, вооружившись экспериментальными данными и логическим мышлением, можно разрешить самую сложную проблему.

Саттон рассуждал так: биологическая связь между поколениями многоклеточных организмов в материальном смысле ничтожно мала. Она заложена, как правило, в двух крошечных клетках: микроскопически малом сперматозоиде отца и немногим более крупной яйцеклетке матери. Следовательно, раз гены передаются из поколения в поколение, они должны находиться где-то внутри сперматозоида и яйцеклетки. Несмотря на большие различия, яйцеклетка и сперматозоид вносят, по-видимому, одинаковый генетический вклад в организм, развивающийся в результате их слияния. Еще Мендель получил этому экспериментальные доказательства. Он проводил реципрокные скрещивания, т. е. в одних случаях брал в качестве носителя гена доминантного признака мужскую воспроизводительную клетку, а в других скрещиваниях — женскую. Реципрокные скрещивания приводили к одинаковым соотношениям фенотипов среди потомства. Какой именно родитель проявлял доминантный признак — не играло роли. Мендель совершенно логично заключил, что генетический вклад сперматозоида и яйцеклетки одинаков.

А раз так, то и в сперматозоидах, и в яйцеклетках гены должны быть локализованы в одном и том же месте. Какая же структура в клетке может претендовать на эту честь? Многие сперматозоиды построены только из ядра, окруженного небольшим количеством цитоплазмы. Ядро яйцеклетки очень напоминает ядро сперматозоида. Однако и по количеству и по структуре цитоплазмы они резко различаются между собой. Поскольку ядра так похожи, а цитоплазма столь различна, то носителем наследственности должно быть ядро. К этому же выводу пришел и Саттон.

В ядре заключены хромосомы. При внимательном наблюдении они обнаруживают большое сходство с гипотетическими генами Менделя. В таблице 16—1 сравнивается поведение хромосом и генов Менделя.

Рассмотрев все эти поразительные параллели, Саттон предложил следующую гипотезу. Гены — это материальные единицы наследственности. Они расположены на хромосомах — по одной аллели каждой пары генов на одной из пар хромосом. Поведение хромосом при мейозе и оплодотворении прекрасно согласуется тогда с результатами опытов по скрещиванию.

Для пояснения теории Саттона обратимся к рисунку 16—1. На нем схематически изображены две пары генов, локализованных на двух парах хромосом. Проследите за поведением различных генов при мейозе и обратите внимание, как оно объясняет соотношения, полученные Менделем.

16—3. Как можно проверить теорию Саттона? Теория о локализации генов на хромосомах выглядела очень убедительной, но нуждалась в дополнительных доказательствах. Предстояло проделать еще много работы, чтобы биологи отбросили последние сомнения.

Какие же доказательства нужны биологам? И вообще — что значит доказать теорию в биологии? Похоже ли это на доказательство теоремы в геометрии? В геометрии доказательство начинается с аксиом и постулатов и путем последовательного логического рассуждения переходит к заключению. Вывод считается бесспорным, если предпосылки (аксиомы и постулаты) не вызвали сомнений и рассуждение развивалось логически.

Таблица 16—1.

Сравнение наблюдаемого поведения хромосом с поведением гипотетических генов Менделя

Поведение хромосом (наблюдения)	Поведение генов (гипотеза)
1. Число хромосом в каждом сперматозоиде или яйцеклетке после мейоза составляет $\frac{1}{2}$ их количества в соматических клетках	1. Число генов в каждом сперматозоиде или яйцеклетке после мейоза составляет $\frac{1}{2}$ их количества в соматических клетках
2. Уменьшение числа хромосом в половых клетках вызвано разделением хромосомных пар	2. Уменьшение числа генов в половых клетках вызвано расхождением аллелей генной пары
3. Соединение сперматозоида с яйцеклеткой при оплодотворении восстанавливает число хромосом, характерное для соматических клеток каждого родителя	3. Соединение сперматозоида с яйцеклеткой при оплодотворении восстанавливает число генов, характерное для соматических клеток каждого родителя
4. Отдельные хромосомы сохраняют свою структуру неизменной при клеточных делениях мейоза и митоза	4. Независимость генов сохраняется при делениях половых и соматических клеток
5. Число возможных сочетаний различных хромосом в результате образования гамет можно подсчитать, если известно количество хромосом	5. Число возможных сочетаний генов можно определить; оно будет равно числу сочетаний хромосом, если генов столько же, сколько хромосом

Доказательство теории в биологии протекает совершенно иначе. Биолог постепенно накапливает данные, нередко подвергая их сомнению. Время от времени он пытается их «интерпретировать», т. е. объединить их и придать им смысл. Интерпретация накопленных данных и есть то, что мы называем в биологии теорией.

Подчеркиваем, что теория пытается подыскать объяснение всем данным без исключения. Если она может это сделать, значит, она удачна. Хорошая теория помогает делать предсказания, тем самым толкая ученых на поиски новых данных.

Однако когда эти новые данные получены, теорию приходится пересмотреть и нередко переработать так, чтобы она согласовалась и со старыми, и с новыми данными.

Короче говоря, лишь некоторые теории в биологии можно считать доказанными раз и навсегда. Доказательство научной теории — то, что она способна объяснять все новые факты по мере их возникновения. Доказательство хромосомной теории наследственности, предложенной Саттоном, дождалось соответствующего объекта, организма, генетику и хромосомы которого можно было бы изучать одновременно. Ибо только объединенная генетическая и цитологическая информация могла предоставить бесспорные доказательства теории Саттона.

16—4. Открытие наследственности, сцепленной с полом. Большинство доказательств в пользу хромосомной теории наследственности было получено на основании опытов с одним организмом — плодовой мушкой. Вы, конечно, видели не раз эту мушку, вьющуюся вокруг перезрелых фруктов. Ее научное название *Drosophila melanogaster*, что означает «любительница росы с черным брюшком».

Впервые дрозофила подверглась глубокому изучению в лабораториях Колумбийского университета в Нью-Йорке — как раз там, где несколько лет назад работал Уолтер Саттон. Здесь в 1910 г. Томас Хант Морган тысячами разводил плодовых мушек в пробирках, кормя их банановым пюре. Природный цвет глаз у этих мушек — темно-красный. Однажды среди своих культивируемых мушек Морган обнаружил мушку-самца с белыми глазами и скрестил его с красноглазой самкой. Все поколение F_1 оказалось красноглазым. Но это не удивило Моргана. Если предположить на основании законов Менделя, что ген белых глаз рецессивен по отношению к гену красных глаз, то поколение F_1 и должно оказаться красноглазым.

После скрещивания мушек из поколения F_1 было получено поколение F_2 с таким фенотипическим соотношением: $\frac{3}{4}$ красноглазых мушек и $\frac{1}{4}$ белоглазых. Именно этого Морган и ожидал. И вдруг он обнаружил, что все белоглазые мушки были самцами! Признак, в отличие от других, оказался каким-то образом сцеп-

ленным с полом организма. Поэтому белоглазость получила название признака, сцепленного с полом.

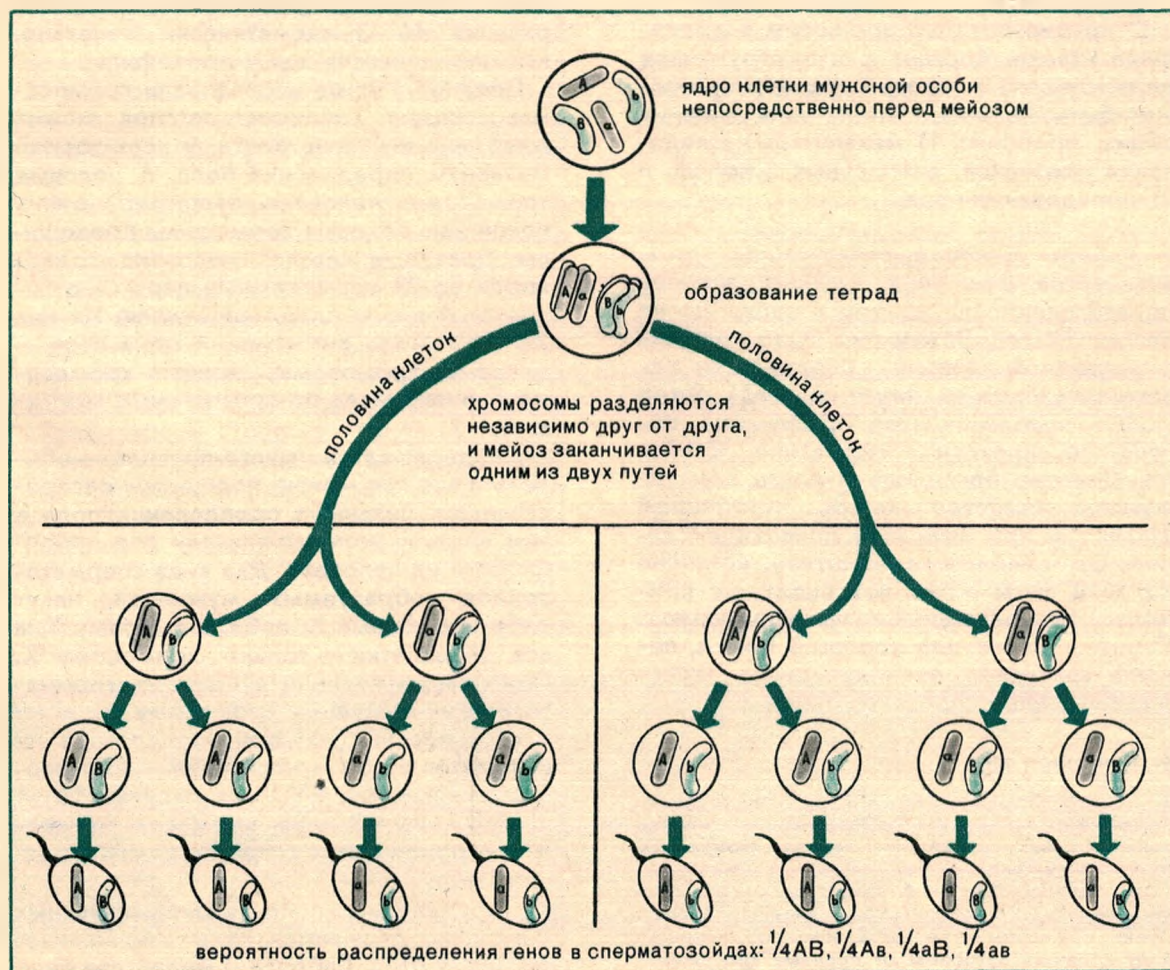
Даже по теории Саттона о локализации генов на хромосомах было трудно объяснить открытие Моргана. Может быть, хромосомы самцов и самок плодовой мушки в чем-то различаются между собой? Действительно, внимательное цитологическое исследование клеток дрозофилы помогло обнаружить различие между хромосомами самцов и самок. Три из четырех пар хромосом одинаковы у обоих полов, чего, однако, нельзя сказать про четвертую пару: самки обладают парой одинаковых прямых хромосом (так называемых хромосом X), а самцы — одной прямой (хромосома X) и одной

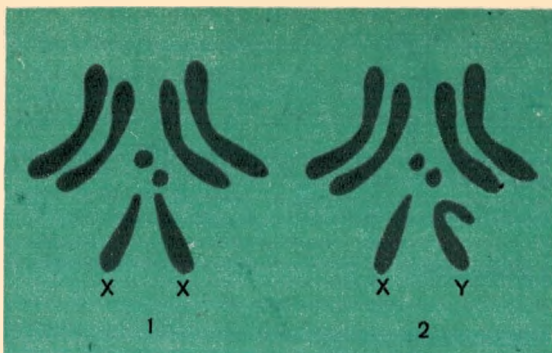
изогнутой (хромосома Y). Внешний вид хромосом самца и самки плодовой мушки показан на рисунке 16—2.

Итак, три пары хромосом одинаковы у обоих полов, а четвертая пара самца отличается от той же пары самки. Первые три одинаковые пары хромосом получили название **аутосом**, а пара хромосом, различная для разных полов, — **половых хромосом**.

На основании своих наблюдений над хромосомами дрозофилы, а также сведений по мейозу Морган пришел к следующему выводу. Самцы должны производить два типа сперматозоидов, различающихся по своим половым хромосомам: в одной половине сперматозоидов будет содержаться хромосома X, а в другой —

16—1. На схеме показано расположение двух пар генов A, a и B, b на двух парах различных хромосом в клетке перед мейозом. Обратите внимание на вероятные распределения генов и хромосом среди гамет по теории Саттона.





16—2. Хромосомы женской [1] и мужской [2] особей дрозофилы, описанные в 1908 г.

хромосома Y. Кроме того, в каждом сперматозоиде должно находиться по одной хромосоме от всех трех пар аутосом. Самки же способны к образованию лишь одного типа яйцеклеток — с одной хромосомой X плюс по одной хромосоме от каждой из трех пар аутосом.

Открытие половых хромосом в дрозофиле навело Моргана и его сотрудников на мысль, что в половых хромосомах может быть заложен ответ для решения обеих проблем: 1) механизма наследования признаков, сцепленных с полом, и 2) определения пола.

● Работа Менделя, содержащая доказательства для двух важных законов наследственности, канула в забвение на целых 35 лет. Затем она была «открыта» тремя биологами, работавшими независимо друг от друга, и тогда стали искать цитологическое объяснение поведению гипотетических генов Менделя. Саттону бросилось в глаза поразительное сходство между поведением хромосом при мейозе и поведением генов. Он предложил гипотезу, согласно которой гены — это материальные единицы, расположенные на хромосомах. Гипотеза встретила хороший прием, однако требовала окончательного экспериментального подтверждения.

◆ Проверьте себя

1. Почему современники Менделя не оценили значения его открытия? 2. Перечислите наиболее важные признаки сходства между поведением хромосом и генов. 3. Что называется доказательством научной теории? 4. Какое заключение подсадало Саттону поразительное сходство в поведении хромосом и генов? 5. Как по внешнему виду отличить аутосомы от половых хромосом?

Хромосомная теория наследственности

16—5. Хромосомы участвуют в определении пола. Итак, изучение хромосом говорило о том, что у самок плодовых мушек всегда содержится по две хромосомы X, у самцов — одна хромосома X и одна хромосома Y, а в яйцеклетках — одна хромосома X. Следовательно, пол определяется тем, носителем какой хромосомы — X или Y будет сперматозоид, оплодотворяющий яйцеклетку. Иными словами, половая хромосома сперматозоида определяет пол потомства в момент оплодотворения. Половина сперматозоидов, образованных мушками-самцами при мейозе, несет хромосому X, а половина — хромосому Y. В результате случайных комбинаций сперматозоидов с яйцеклетками, обладающими хромосомой X, образуется примерно одинаковое количество мушек обоего пола. На рисунке 16—3 схематически показано, как определяется пол у дрозофилы.

Позднее ученые исследовали хромосомы мужских и женских органов многих животных и нашли почти у всех тот же механизм определения пола. А половые хромосомы человека, например, очень похожи на половые хромосомы дрозофилы. Правда, в клетках человека содержится по 23 хромосомные пары, в отличие от 4 пар у плодовой мушки. Из них 22 пары — это аутосомы, а одна пара — половые хромосомы, причем хромосома Y очень мала по сравнению с хромосомой X.

Придерживаясь нашего правила — объяснять все как можно проще, мы распространяем механизм определения пола в том виде, в каком его описали для дрозофилы, и на человека. Два вида сперматозоидов, образуемых мужчиной, несут либо хромосому X, либо хромосому Y, а все яйцеклетки — только хромосому X. При оплодотворении яйцеклетки сперматозоидом, несущим хромосому Y, рождается мальчик (XY), при оплодотворении сперматозоидом — носителем хромосомы X — девочка (XX). На рисунке 16—4 изображены 23 пары хромосом человека, расположенные согласно их структуре и размеру.

Определение пола у ряда животных несколько отличается от вышеописанного. Так, у птиц, бабочек и молей два вида

половых хромосом образуется не у самца, а у самки. Самки эти дают при мейозе два вида яйцеклеток, различающихся своими половыми хромосомами. Сперматозоиды, наоборот, все одинаковы, и пол потомства определяется яйцеклеткой (см. табл. 16—2).

Таблица 16—2

Организм	мужской	женский
Дрозофила	XY	XX
Млекопитающие	XY	XX
Птицы и бабочки	XX	XY
Кузнечики и тараканы	X	XX

Есть, наконец, организмы всего с одной половой хромосомой у самцов. Так, у самца кузнечика лишь 23 хромосомы, а у его самки — 24. Следовательно, в одной половине сперматозоидов окажется 11 хромосом, а в другой 12, и пол потомства будет зависеть от числа хромосом в сперматозоиде, оплодотворяющем яйцеклетку.

Итак, определение пола у разных организмов весьма многообразно, но всегда зависит от особых хромосом — обычно от так называемых половых хромосом.

16—6. Объяснение наследственности, сцепленной с полом. Вооружившись сведениями о половых хромосомах дрозофилы, Морган чувствовал себя в силах пересмотреть теорию Саттона, чтобы увязать с ней только что открытое явление наследственности, сцепленной с полом. По-видимому, половые хромосомы не только определяют пол, но и несут

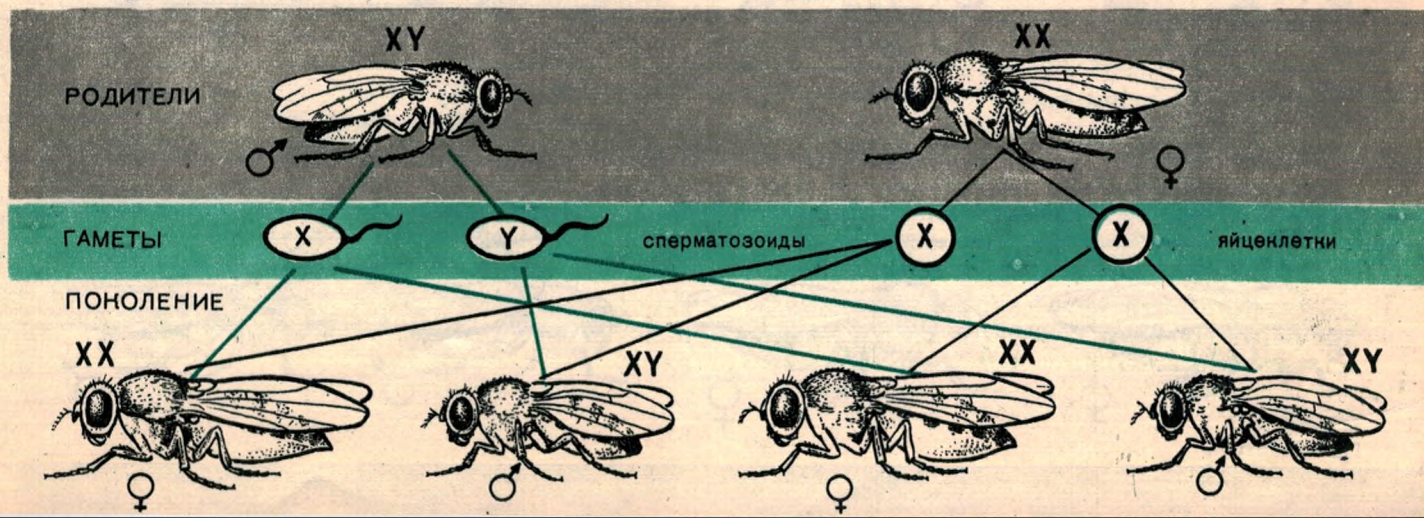
гены для других наследственных признаков. Наследственность этих признаков должна отличаться от признаков, гены которых локализованы на аутосомах. Морган рассуждал так. Члены пары аутосом не различаются по внешнему виду и несут, очевидно, одинаковые гены; половые же хромосомы не похожи даже внешне, значит, можно ожидать, что и по набору генов, локализованных на них, они тоже не будут совпадать.

После открытия у самцов плодовой мушки хромосомы Y появились основания усомниться в том, что все гены хромосомы X имеют партнеров на хромосоме Y. В самом деле, наследование белоглазости у дрозофилы, обнаруженное Морганом, проще всего объяснить тем, что ген для этого признака локализован только на хромосоме X. Хромосома Y лишена соответствующей аллели и потому неактивна в наследовании белоглазости. А если так, то даже один рецессивный ген должен проявиться у самца плодовой мушки на хромосоме X: ведь маскирующая его эффект соответствующая доминантная аллель на хромосоме Y отсутствует.

257

Давайте попробуем объяснить сцепленную с полом наследственность на основании пересмотренной теории Саттона. Изобразим схематически два поколения от скрещивания с белоглазым самцом (рис. 16—5). Обозначим доминантную аллель красной окраски буквой W, а рецессивную аллель белоглазости — буквой w. Мы видим, что наследование белоглазости у дрозофилы можно объяснить, предположив, что соответствующий ген содержится на хромосоме X, но отсутствует на хромосоме Y. Морган установил прямую зависимость между определенным

16—3. Схематическая связь между полом дрозофилы и хромосомами, которые она получает от родителей.

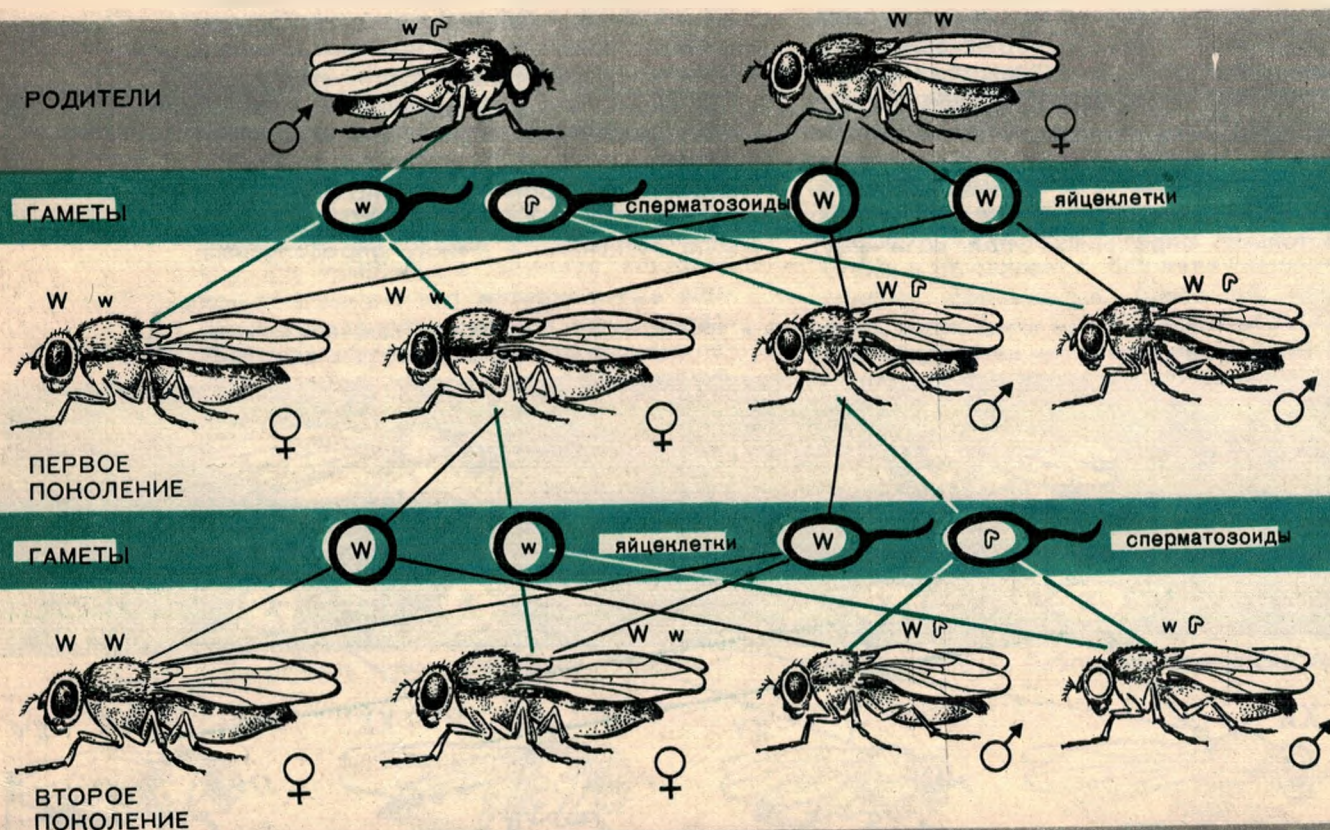




16—4. Хромосомы женщины (слева) и мужчины (справа). Методы изучения хромосом человека настолько хорошо разработаны, что цитологи могут сейчас точно подсчитать и определить хромосомы любого человека. Такая работа важна для изучения наследственности человека и при диагнозе ряда заболеваний.

258

16—5. Схематическое изображение наследования признака белых глаз у дрозофилы. Ген для этого признака расположен на хромосоме X.



наследственным признаком (в данном случае белоглазостью) и определенной хромосомой (здесь — хромосома X). Это были веские доказательства в пользу теории Саттона.

16—7. Сцепленная с полом наследственность у человека. Человек имеет пару половых хромосом, похожих на половые хромосомы дрозофилы. Можно было ожидать поэтому, что ряд наследственных признаков человека окажется сцепленным с полом. Действительно, уже сейчас нам известно у человека несколько сцепленных с полом признаков, например таких, как цветная слепота и гемофилия.

Цветная слепота, или дальтонизм, — это неспособность отличать красный цвет от зеленого. Цветную слепоту можно обнаружить при помощи специальных таблиц из цветных точек: человек, страдающий цветной слепотой, видит на них иные слова или узоры по сравнению с человеком с нормальным зрением.

Мужчин, страдающих цветной слепотой, гораздо больше, чем женщин. Нетрудно понять, почему. Мужчина наследует этот признак от матери вместе с хромосомой X. Однако женщине для этого требуется две хромосомы X — одна от отца, а другая от матери, каждая с локализованным на ней геном цветной слепоты.

Второй закон теории вероятности (см. главу 15) помогает нам понять, почему женщины с цветной слепотой встречаются реже, чем мужчины. Если из 10 хромосом X одна несет ген цветной слепоты, то один мужчина из 10 будет страдать этим недостатком. Для женщины же вероятность получить две хромосомы X, обе с геном цветной слепоты, равна произведению двух отдельных вероятностей: $1/10 \times 1/10 = 1/100$. Следовательно, женщина с цветной слепотой встречается в 10 раз реже, чем мужчина с таким же недостатком. Цветная слепота распространена в разных странах с частотой от 5 до 10%.

Гемофилия — это такая болезнь, при которой кровь при порезах не свертывается совсем или свертывается очень медленно.

Врожденная гемофилия — более серьезная болезнь, чем цветная слепота, и, к счастью, более редкая. В некоторых случаях человек может умереть от потери

крови при малейшем порезе или крово-подтеке.

Гемофилия — генетическая болезнь с королевской историей. Ген этого признака был настолько широко распространен среди королевских семейств Европы, что даже оказал влияние на ход истории, особенно в Испании и России. Признак был выражен у сына и трех внуков английской королевы Виктории. Поскольку ее отец не страдал гемофилией, то, очевидно, она унаследовала ее от одного из родителей в результате мутации. Благодаря внутриродственным бракам ген получил распространение среди королевских семейств Европы.

Обратите внимание, что среди потомков королевы Виктории гемофилией страдают только мужчины. Согласно теории, женщине необходимо для этого унаследовать ген гемофилии и от отца и от матери, что очень маловероятно, так как аллель гена гемофилии встречается весьма редко.

16—8. Неожиданные экспериментальные результаты Бриджеса. Со временем было установлено, что очень многие гены дрозофилы сцеплены с полом и наследуются подобно признаку белоглазости. По-видимому, все они расположены на хромосоме X. Незадолго до этого Саттон предсказал, что на одной хромосоме должно быть локализовано несколько генов, так как общее количество наследственных признаков организма намного превышает число хромосомных пар.

Если ряд генов расположен на одной и той же хромосоме, то их называют сцепленными. Иначе говоря, все эти гены связаны вместе в одну материальную единицу.

Хромосомы представляют собой удлинённые структуры; поэтому Морган предположил, что гены локализованы вдоль длины хромосомы, подобно бусам, нанизанным на нитку.

Один из аспирантов Моргана, Келвин Бриджес, работал с так называемым геном *vermillion*, лежащим на хромосоме X. Этот ген контролирует ярко-красную окраску глаз по сравнению с темно-красными глазами мушек широко распространенного в природе дикого типа. Вы уже достаточно разбираетесь в наследственности, сцепленной с полом, чтобы предсказать: при скрещивании самца дикого типа с самкой мушки с глазами цвета ки-

новари этот признак перейдет только к мужскому потомству, а женское потомство получит глаза дикого типа. Это скрещивание схематически изображено на рисунке 16—6. Поскольку в наследовании данного признака участвуют только половые хромосомы, то аутосомы не нарисованы. Буквой *v* мы обозначили рецессивный ген для глаз цвета киновари, а буквой — *V* его аллель для темно-красных глаз мушек дикого типа.

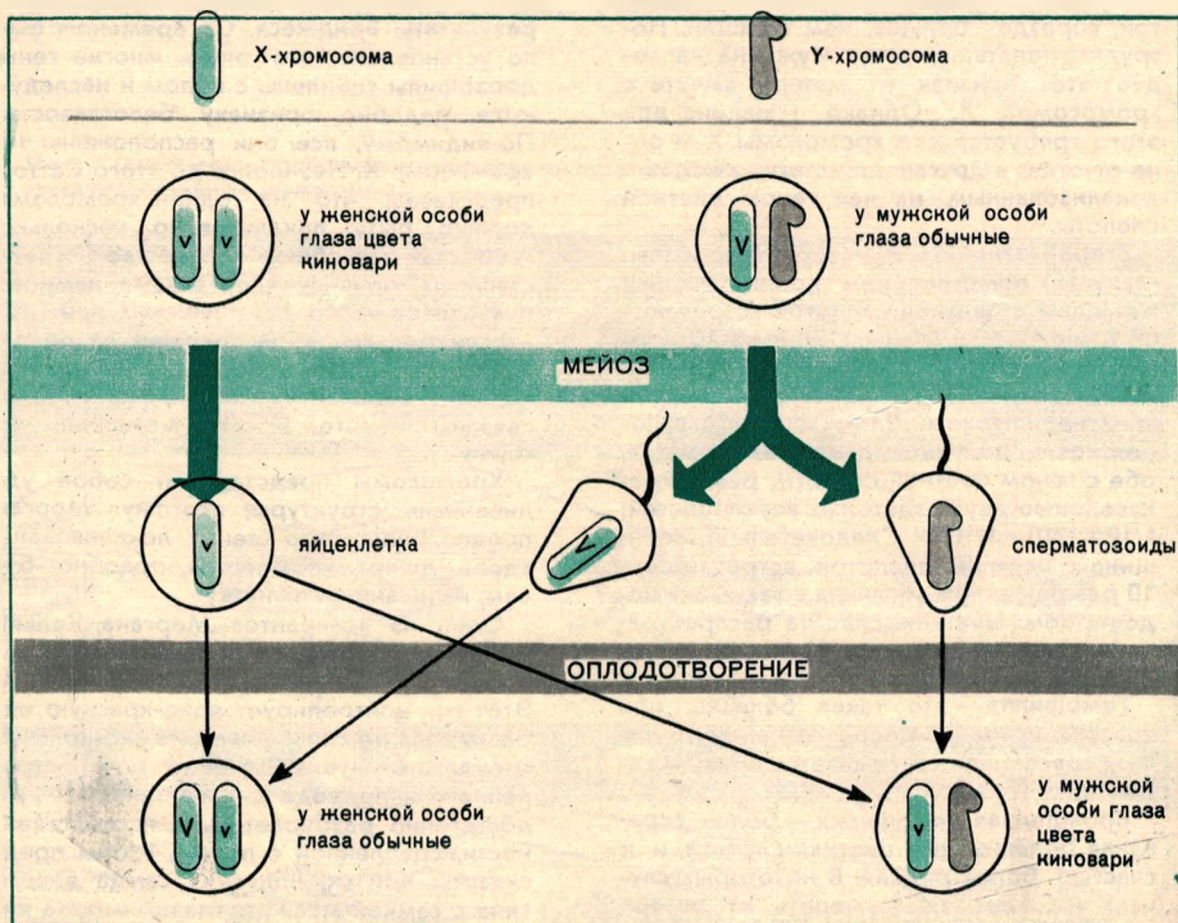
Как вы помните, при обычном мейозе члены хромосомных пар перед перераспределением в гаметы расходятся. В данном случае (рис. 16—6) расхождение хромосом *X* и *Y* при мейозе определяет не только пол, но и распределение гена киноварной окраски глаз. Это полностью совпадает с нашей теорией, согласно ко-

торой данный ген материально локализован на хромосоме *X*. Следовательно, все женское потомство получит глаза дикого типа, а все мужское потомство унаследует глаза цвета киновари. Чтобы убедиться в этом, рассмотрите диаграмму.

Даже если теория считается установленной, предусмотрительный ученый не должен удивляться, обнаружив исключения из правила. Как раз исключения помогают усовершенствовать и дополнить теорию. С таким исключением и столкнулся Бриджес. Сотни раз занимаясь скрещиванием (см. рис. 16—6) и наблюдая тысячи мушек, исследователи заметили, что изредка (около одного раза из 2000) дочь наследовала глаза цвета киновари, а сын получал глаза дикого типа. Подобные исключения из правила заста-

16—6. Схематическое изображение наследования сцепленного с полом признака глаз цвета киновари у дрозофилы.

260



вили несколько усомниться в правильности хромосомной теории наследственности. Как можно было увязать эти исключения с теорией?

16—9. Объяснение—нерасхождение хромосом. Бриджес понимал, что с точки зрения хромосомной теории наследственности возможно лишь одно объяснение появления глаз цвета киновари у женской особи: существование двух генов для этого признака. Доказательством тому служила рецессивность этого признака по отношению к глазам дикого типа. Один из двух генов для этого признака поступал, конечно, из яйцеклетки матери, но откуда брался второй?

Обратимся еще раз к рисунку 16—6. Мы видим, что гены киноварного цвета полностью отсутствуют у отца. Следовательно, и второй ген должен был тоже поступить от матери! Как же тогда объяснить появление этих необычных сыновей и дочерей? Давайте допустим, что две материнские хромосомы X , содержащие по гену киноварного цвета, почему-либо не разделились при мейозе. Тогда обе они поступят в одну и ту же яйцеклетку. Подобное предполагаемое поведение двух хромосом X , отличающееся от нормального мейоза, получило название нерасхождения хромосом.

Представим схематически последствия нерасхождения хромосом X (рис. 16—7). Если две хромосомы X не расходятся, то образуется два вида яйцеклеток: одни получают обе хромосомы X (и следовательно, два «киноварных» гена), а другие — ни одной. Далее, в одной половине сперматозоидов, как известно, содержится хромосома X , а в другой — Y . При оплодотворении яйцеклеток сперматозоидами возникнут различные сочетания половых хромосом, показанные на диаграмме. Некоторые зиготы содержат три половых хромосомы. Зиготы с тремя хромосомами X либо без единой из них погибают — их генетическое отклонение слишком велико.

Вы видите теперь, что определение пола у плодовых мушек — дело далеко не простое. Если мушка с двумя хромосомами X и одной хромосомой Y — самка, то при чем здесь хромосома Y ? Обратимся за объяснениями к рисунку 16—7. Плодовая мушка с одной-единственной хромосомой X выглядит как самец, но она стерильна. Следовательно, хромосома Y

обуславливает плодовитость, хотя в ней заложено очень мало генов. Кроме того, раз особь XXY — женская, несмотря на присутствие хромосомы Y , то, значит, именно число хромосом X и определяет пол: одна хромосома — самец, две — самка. Заключение это остается пока спорным и может быть применено лишь для определения пола у плодовых мушек. Не исключено, что для человека справедливы иные правила.

Итак, не вступая в противоречие с нашей исходной гипотезой определения пола у плодовых мушек, мы дополнили и расширили ее. Это своего рода «правило большого пальца» — считать особи XX женскими, а XY — мужскими. Но правильнее будет сказать, как мы теперь уже знаем, что пол определяется числом хромосом X , а не присутствием или отсутствием хромосомы Y .

16—10. Нерасхождение хромосом в клетках. Объяснение, выдвинутое Бриджесом, было, в сущности, умозрительным. Бриджес предположил, что появление необычных мух было вызвано либо наличием, либо отсутствием определенных половых хромосом. Но лишь получив экспериментальные доказательства, можно было считать гипотезу действительно правильной.

Бриджес внимательно рассмотрел клетки мух и обнаружил взаимосвязь между: 1) наследованием глаз цвета киновари, 2) полом мух и 3) их хромосомами — в полном соответствии с его гипотезой о нерасхождении. Так, необычные женские особи, имеющие глаза цвета киновари, с предполагаемым генотипом XXY и в самом деле имели две хромосомы X и одну Y . На рисунке 16—8 показан внешний вид этих хромосом под микроскопом.

Последующая серия опытов явилась убедительным и решающим доказательством в пользу того, что гены локализованы на хромосомах. Так утвердилась хромосомная теория наследственности.

В 1916 г. — в самый разгар первой мировой войны — Бриджес опубликовал свою статью «Нерасхождение хромосом как доказательство хромосомной теории наследственности», в которой он подробно изложил доказательства тому, что гены материально связаны с хромосомами. Так, через 16 лет после «открытия» статьи Менделя, восторжествовал союз генетики

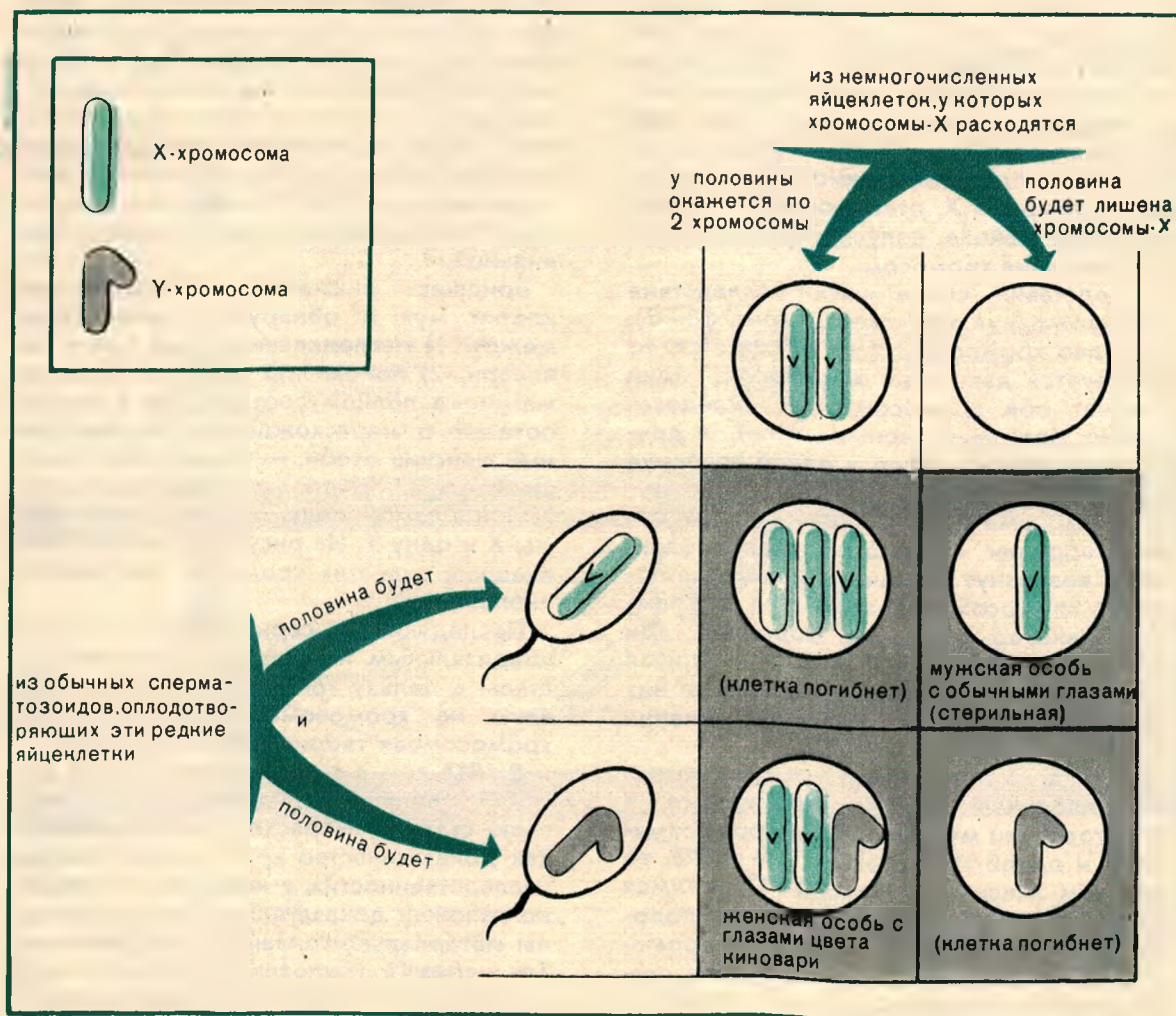
и цитологии. Сейчас мы уже привыкли к тому, что эти две науки идут рука об руку и многое могут дать друг другу. Однако не следует забывать, что именно статья Бриджеса положила начало этому союзу, нередко называемому цитогенетикой.

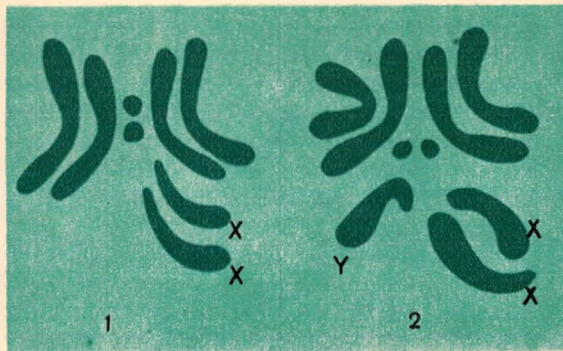
●Теория Саттона, согласно которой гены — это материальные единицы, расположенные на хромосомах, получила название хромосомной теории наследственности. Все доказательства, полученные в последующие годы, подтверждали правильность этой теории: открытие наследственности, сцепленной с полом, обнаружение двух видов половых хромосом у плодовой мушки и

у других организмов, в том числе и у человека, и т. д. Наследственность, сцепленную с полом, очень просто объяснить тем, что соответствующие гены лежат на хромосоме X.

Продолжая изучать ген, сцепленный с полом, Бриджес обнаружил, что некоторые мушки являются исключением из правила. Бриджес непосредственно рассматривал их хромосомы под микроскопом и установил, что иногда хромосомы X не расходятся при мейозе. Этот факт послужил решающим доказательством того, что генетические явления можно объяснить активностью хромосом. Работа Бриджеса явилась доказательством хромосомной теории наследственности.

16—7. Схематическое изображение вероятного потомства, которое возникнет, если две хромосомы X женской особи с глазами цвета киновари не разойдутся





16—8. Хромосомы обычной женской особи дрозофилы с двумя хромосомами X (1), а также необычный случай женской особи с глазами цвета киновари (2), обладающей двумя хромосомами X и одной хромосомой Y (по Бриджесу).

◆ Проверьте себя

1. Расскажите, как определяется пол у плодовых мушек. 2. Сколько хромосом у человека? Сколько из них аутосом и сколько половых хромосом? 3. Перечислите некоторые признаки, сцепленные с полом, у человека. 4. Что такое сцепленные гены? 5. Что такое нерасхождение хромосом? 6. Почему мужчины болеют цветной слепотой чаще, чем женщины?

Дальнейшее изучение хромосом

16—11. Сцепление: много генов на одной хромосоме. Биологи продолжали тщательные поиски новых генетических признаков. Для одной только дрозофилы известны сотни генов, контролирующих соответствующие признаки. Но раз генов так много, а хромосом гораздо меньше, то в одной хромосоме должно быть локализовано много генов.

Гены, лежащие на одной хромосоме, называются группой сцепления или просто сцепленными и так вместе и передаются по наследству.

Теперь, когда мы гораздо больше знаем о наследственности садового гороха, мы можем сказать, что Менделю очень повезло с объектом его исследований. Он изучал 7 различных наследственных признаков. При одновременном скрещивании по двум-трем из них Мендель всегда получал независимое распределение генов этих признаков (см. гл. 1, 15—17). Это возможно лишь в том случае, если ген для каждого признака лежит на отдельной хромосоме. Изучая хромосомы садового гороха, цитологи обнаружили

7 пар их. Выбор Менделем 7 признаков, гены которых лежали на различных хромосомах, был, конечно, чисто случайным. Будь хоть два из этих признаков расположены на одной и той же хромосоме, Мендель получил бы совершенно иные результаты и, возможно, не открыл бы основные законы наследственности.

Итак, закон Менделя о независимом распределении справедлив лишь для генов, локализованных на различных хромосомах. В противном случае они наследуются вместе, и контролируемые ими признаки проявляются у одного и того же организма. Однако при дальнейшем изучении этой проблемы оказалось, что даже сцепленные гены не всегда передаются по наследству вместе.

Благодаря экспериментальным исследованиям ряда биологов стало известно, что хромосомы могут разрываться почти в любом месте. Если и вторая хромосома разорвалась в том же месте (или местах), что и первая, то их обрывки способны соединиться друг с другом. Произойдет обмен хромосомных обрывков, а следовательно и генов. Так же как и в случае бус, чем дальше друг от друга отстоят два гена на хромосоме, тем скорее произойдет между ними разрыв. Следовательно, об относительном расстоянии между генами на хромосоме можно судить по частоте разрывов между ними.

16—12. Составление хромосомных карт. При помощи метода измерения частоты «перекреста» двух хромосом и обмена между двумя генами можно составить точные карты порядка расположения генов на хромосомах. Метод позволяет обойтись без непосредственного наблюдения за самими генами или даже за хромосомами.

Первые генетические карты были составлены для хромосом дрозофилы уже давно; теперь же они существуют для многих других организмов — растений, животных и одноклеточных. Составление хромосомных карт для человека еще только начинается, и мы в состоянии назвать лишь очень немного признаков, гены которых можно было бы приписать к какой-нибудь определенной группе сцепления.

16—13. Гигантские хромосомы. На заре своих исследований по определению взаимного расположения генов на хромосомах при помощи скрещивания генети-

ки мечтали о «волшебном» микроскопе, увеличивающем хромосомы во много сотен раз. Может, хоть тогда им удалось бы увидеть детальное строение хромосомы и идентифицировать отдельные гены.

Мечта генетиков сбылась, хотя и несколько неожиданным образом. В 1881 г. биологи обнаружили (но оценили всю важность своего открытия лишь в 1931 г.), что в некоторых клетках личинок дрозофилы и ряда других насекомых содержатся огромные хромосомы — почти в 200 раз крупнее обычных. Их можно было увидеть даже при слабом увеличении микроскопа. Гигантские хромосомы присутствуют в клетках слюнных желез личинок насекомого. Слюнную железу можно извлечь из личинки, находящейся на поздней стадии развития, окрасить особым реактивом, а затем расплющить на стеклянной пластинке. При этом в хромосомах становятся хорошо видны тысячи поперечных полос самого разнообразного вида. На рисунке 16—9 представлена одна такая раздавленная клетка слюнной железы.

264

Под микроскопом с сильным увеличением эти хромосомы напоминают «путеводители» о расположении генов. Многочисленные мутации у дрозофилы были изучены при помощи как генетических, так и цитологических методов. Оказалось, что гены локализованы на определенных полосах хромосом слюнной железы. Однако между генетическими и

16—9. Эти гигантские хромосомы с поперечной исчерченностью получены из одной клетки слюнной железы дрозофилы.



цитологическими данными оставалось много неувязок. На рисунке 16—10 схематически изображена часть хромосомы X с указанными на ней местами локализации некоторых генов. Рядом нарисована соответствующая генетическая карта, составленная на основании опытов по скрещиванию.

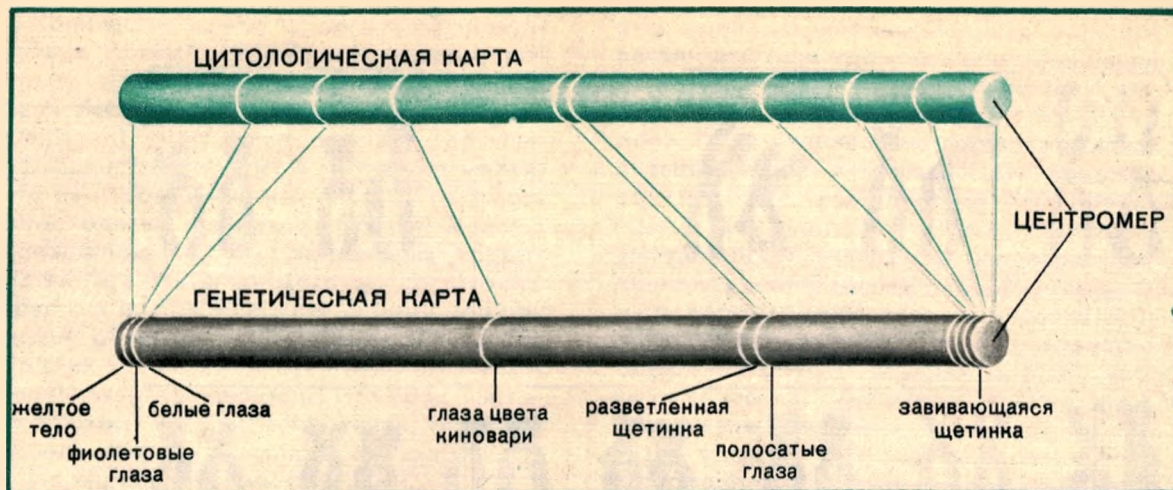
16—14. Изучение хромосом человека.

Долгое время изучение хромосом человека находилось в зачаточном состоянии. Хромосомы человека очень малы; изучать их приходилось на тканях, полученных с большим трудом и нередко в весьма плачевном состоянии. Ткань надо было особым образом обработать, окрасить и тонко нарезать. Но даже при самом тщательном изучении число хромосом человека оспаривалось в течение многих лет.

Метод, который разработали в 1956 г. Д. Тийо и А. Леван, положил начало новой эре в исследовании хромосом человека. Эти исследователи научились поддерживать тканевые культуры клеток человека и обрабатывать их особыми веществами, вызывающими разделение и набухание хромосом. Хромосомы на этих препаратах были прекрасно видны — в отличие от скрученных и перепутанных внутри маленького ядра. Сейчас стало доступным получать препараты хромосом самыми разными методами, например отделяя лейкоциты от крови и затем поддерживая их культуру. Метод этот настолько прост, что широко используется в практике ряда больниц.

Прежде всего, этот метод позволяет точно подсчитать число хромосом человека. Оказывается, у здорового человека их содержится всего 46, а не 48, как думали раньше. Далее, биологи научились различать большинство хромосом по точно установленной длине и положению центромера. В 1960 г. в Денвере состоялась международная конференция по установлению системы нумерации хромосом человека. Хромосомные пары были пронумерованы от 1 до 22, а за последней парой половых хромосом были оставлены названия X и Y (см. рис. 16—4).

В некоторых препаратах хромосом, полученных от душевнобольных, было обнаружено необычное число хромосом. Так, страдающие синдромом Дауна, или монголизмом, обладали не 46, а 47 хромосомами. Для таких больных характерна задержка умственного и физического раз-



16—10. Схематическое изображение хромосомы X дрозофилы. Истинное положение генов может отличаться от локализации на генетической «карте», полученной на основании данных о перекресте генов.

вития, а также отклонения во внешнем облике.

Составив «опись» хромосом этих больных, исследователи обнаружили у них одну лишнюю маленькую хромосому за № 21 или 22 (рис. 16—11).

Так впервые была установлена четкая зависимость между серьезным заболеванием и наличием лишней хромосомы. Избыток генов и приводит, по-видимому, к монголизму.

Новые данные порождали новые проблемы и гипотезы. Надо было объяснить происхождение лишней хромосомы и понять, почему она оказывает столь глубокое воздействие на организм человека.

К счастью, ответ на этот вопрос был подготовлен еще 40 лет назад блестящей работой, проведенной, правда, на совершенно другом организме. Работая с дрозофилой, Бриджес обнаружил, что в очень редких случаях хромосомы X женской особи не разделяются. Подобное нерасхождение хромосом в половых клетках было оценено как интересный научный курьез, присущий в основном лишь плодовым мушкам. Однако открытие в 1959 г. лишней хромосомы в клетках больных с синдромом Дауна заставило исследователей обратиться к работе Бриджеса с дрозофилой. До сих пор его исследование рассматривалось как доказательство хромосомной теории наследственности, однако открытию нерасхождения хромосом не придавалось какой-

либо практической ценности для изучения наследственности человека.

Но, как это часто случается, необычный факт жизнедеятельности низшей формы помог осмыслить новое открытие в биологии человека. Появление лишней хромосомы проще всего объяснить ее нерасхождением в гамете одного из родителей. Тогда три, а не две такие хромосомы поступят в оплодотворенную яйцеклетку.

Мы знакомы и с другими изменениями в наборе хромосом человека. Известны случаи нерасхождения половых хромосом.

Биологи и врачи были весьма заинтересованы, узнав, что отклонения от обычного числа половых хромосом приводят к нарушению половых признаков, а иногда и умственных способностей.

В некоторых организмах содержится всего одна хромосома X, так называемое состояние XO. Врачи называют его синдромом Тёрнера. Страдают этой болезнью, как правило, женщины, отличающиеся задержкой развития, роста, неправильно развитым скелетом и нарушениями кожного покрова.

При синдроме Клейнфельтера наблюдается отклонение от обычного числа половых хромосом (XXY), аналогичное тому, которое было описано Бриджесом. Этот синдром встречается среди мужчин и характеризуется задержкой умственного и физического развития.



16—11. Хромосомы человека, страдающего синдромом Дауна, или «монголизмом». Хромосомы расположены по порядку согласно общепринятой системе. Обратите внимание на то, что под № 21 стоят три хромосомы, поэтому в сумме больной имеет 47 хромосом.

Изучая хромосомы человека, цитогенетики натолкнулись и на другие необычные их сочетания: XXX, XXXY, XXXX и даже XXXXY. Причиной их служит, очевидно, нерасхождение половых хромосом у родителей или более ранних предков.

Наблюдение над людьми с различными хромосомными наборами позволило биологам пересмотреть теорию определения пола у человека. Присутствие хромосомы Y, независимо от числа хромосом X, характерно для мужского пола. Вспомним, что у дрозофилы число хромосом X является решающим фактором в определении пола. Таким образом, механизмы определения пола у человека и у дрозофилы несколько различаются между собой. В таблице 16—2 показана взаимосвязь

между половыми хромосомами и определением пола у различных живых организмов.

Мы видим теперь, что нерасхождение хромосом человека в половых клетках родителей приводит к очень серьезным и неприятным последствиям для потомства. Хромосомой больше или хромосомой меньше — и организм претерпевает коренные изменения. Еще не имея точного представления о генных мутациях под действием радиации, люди уже знали, что она способна увеличить процент нерасхождения среди хромосом гамет плодовой мушки. Следует иметь в виду этот факт и не подвергать понапрасну половые клетки человека действию радиации.

Количество генов в организме значительно превышает число хромосом, поэтому на каждой хромосоме должно быть расположено много (возможно, даже сотни) генов, связанных друг с другом. Большинство хромосом настолько мелкие, что их невозможно как следует рассмотреть; однако в клетках слюнной железы дрозофилы и других насекомых содержатся гигантские хромосомы, достаточно крупные для наблюдения за ними при помощи обычного светового микроскопа. На этих хромосомах отчетливо видна поперечная исчерченность. Измеряя частоту эффекта «перекреста» генов, генетики сумели связать локализацию многих генов с определенными полосами.

● *Изучение хромосом человека сильно продвинулось за последние годы благодаря новым методам культивирования тканей человека и деления его хромосом. Хромосомы можно измерить и идентифицировать, а также связать необычное их количество с определенными нарушениями в организме. Так, одна лишняя небольшая аутосома приводит к синдрому Дауна. Разнообразные физические и умственные отклонения связаны с избытком или недостатком некоторых хромосом.*

◆ Проверьте себя

1. Почему точное число хромосом человека было установлено только недавно? 2. Какой новый метод помог изучению хромосом человека? 3. Какие изменения числа хромосом человека наблюдали цитогенетики? 4. Что определяет пол человека? 5. Какие последствия может вызвать облучение?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Представление о гене покоилось на опытах по скрещиванию организмов, различавшихся по одному или более признакам. Для объяснения полученных данных Мендель высказал предположение, что существуют генетические единицы, не только материально обособленные, но и ведущие себя независимо друг от друга. Мендель ничего не знал о локализации

этих единиц в клетке. Позднее исследователи открыли хромосомы и установили их поведение при митозе и мейозе. И тогда, вскоре после «открытия» статьи Менделя, была разработана гипотеза о локализации генов в хромосомах. Бриджес доказал, что генетические отклонения можно объяснить необычным поведением хромосом (например, их нерасхождением), окончательно утвердив тем самым хромосомную теорию наследственности. Нерасхождение хромосом известно теперь и у других организмов, в том числе у человека. Некоторые врожденные заболевания человека, такие, как монголизм, вызваны нарушением правильного распределения хромосом при мейозе.

У многих животных одна пара хромосом отличается от остальных. Это половые хромосомы. Расположенные на них гены контролируют признаки, которые наследуются несколько необычным путем. Так называемая наследственность, сцепленная с полом, встречается у многих организмов, в том числе у человека. Такие врожденные заболевания, как гемофилия и цветная слепота, сцеплены с полом и гораздо чаще встречаются у мужчин, чем у женщин: действие генов, лежащих на хромосоме X, не маскируется, так как на хромосоме Y почти совсем нет соответствующих им генов.

Исследователи уже довольно много узнали о структуре хромосом. На гигантских хромосомах клеток слюнных желез дрозофилы и некоторых других насекомых отчетливо видна поперечная исчерченность. Крупные размеры этих полос позволили генетикам установить точную локализацию многих генов. Для ряда видов с хорошо изученной наследственностью могут быть составлены генетические карты хромосом. Такая работа была успешно проделана в отношении нескольких насекомых (дрозофила, оса, шелковичный червь), растений (кукуруза и помидоры), микроорганизмов и даже позвоночных (мышь, крыса, кролик, курица). Начато составление генетических карт хромосом человека, однако в данном случае исследователи сталкиваются с целым рядом проблем.



Изоляция представителей одного и того же вида белок, разделенных Большим Каньоном, привела к возникновению двух видов вместо одного: Кейбаб на северном крае (в в е р х у) и Аберта — на южном (в н и з у).

*

Происхождение новых видов

С тех пор как на Земле появилась жизнь, она непрерывно изменялась. Простые организмы постепенно становились все более сложными. Многоклеточные организмы, состоящие из различных клеток, связанных между собой, развивались в различных направлениях. Чтобы выжить в условиях окружающей их среды, организмы должны были непрерывно совершенствоваться. В течение многих миллионов лет жизнь продолжала развиваться и усложняться. На самых ранних ступенях эволюции гетеротрофов (см. главу 7) над клетками установился генетический контроль. По мере усложнения организмов усложнялись и механизмы генетического контроля. Гены подвергались изменениям, и эти изменения в свою очередь влияли на эволюцию жизни. В этой главе рассказывается о тех видах изменений, которые могут наблюдаться в генах, и о том, как происходят эти изменения. Мы увидим, каким образом эти изменения влияют на популяции.

Изменение в генах

17—1. Новые гены возникают путем мутаций. В предыдущей главе было описано, каким образом биологи узнали, что гены расположены в хромосомах. Многочисленные наблюдения и эксперименты свидетельствуют в пользу того, что гены представляют собой нуклеиновые кислоты, обычно ДНК. В настоящее время считают, что ген — это молекула ДНК или часть такой молекулы, которая контролирует какую-то одну определенную реакцию в клетке. Все гены, содержащиеся в клетке, контролируют жизнедеятельность клетки в целом.

Каждый из многих миллионов видов организмов содержит большое число разнообразных генов. Каким же образом возникали эти новые гены? При каждом делении клетки все содержащееся в ней молекулы ДНК удваиваются. Поскольку пары нуклеотидов располагаются в молекуле ДНК, согласно модели, предложенной Уотсоном и Криком (см. главу 7), мы можем понять, каким образом ген способен создавать точную копию самого себя. Этот механизм почти всегда срабатывает точно, так что гены могут удваиваться многие миллионы раз без каких-либо ошибок.

Однако случаются ошибки. Иногда, по не вполне еще понятным причинам, в молекулу ДНК может попасть вместо обычного какой-то другой нуклеотид, или один из нуклеотидов окажется пропущенным, или, наоборот, в молекуле окажется на один нуклеотид больше. Такое изменение несколько модифицирует молекулу нуклеиновой кислоты, и она уже не будет представлять точную копию исходной. Генетическая информация, записанная в последовательности нуклеотидов, также окажется слегка измененной. Эта новая генетическая информация вызывает синтез слегка измененного белка. Такое изменение в генетической информации называют **мутацией**.

Мутация может внести в клетку еле заметное изменение. В действительности это изменение может оказаться настолько незначительным, что его даже нелегко будет обнаружить. С другой стороны, если такая мутация повлияет на синтез очень важного фермента, то это изменение может вызывать смерть клетки.

Такой вид мутаций получил название летальных, потому что клетка, в которой произошла такая мутация, оказывается нежизнеспособной.

Большинство мутаций, изучаемых биологами, лежит между этими крайностями. Биологи, как правило, имеют дело с мутациями, влияние которых на клетку достаточно заметно, чтобы его можно было изучить, но в то же время, достаточно безвредно, чтобы не вызвать гибели клетки.

Гены могут мутировать в различных направлениях. Например, у плодовой мушки *Drosophila* нормальным цветом глаз считается темно-красный. В результате мутации различных генов глаза у *Drosophila* могут стать белыми, розовыми, оранжевыми, пурпурными или коричневыми, и даже приобретать различные оттенки этих цветов. Но существует некоторый предел. До настоящего времени никому не удалось наблюдать такую мутацию, которая привела бы к появлению у плодовых мушек голубых или зеленых глаз, хотя глаза такого цвета встречаются у других видов мух. Поэтому можно предположить, что в глазных

клетках плодовой мушки отсутствуют исходные материалы, необходимые для синтеза голубого или зеленого пигмента.

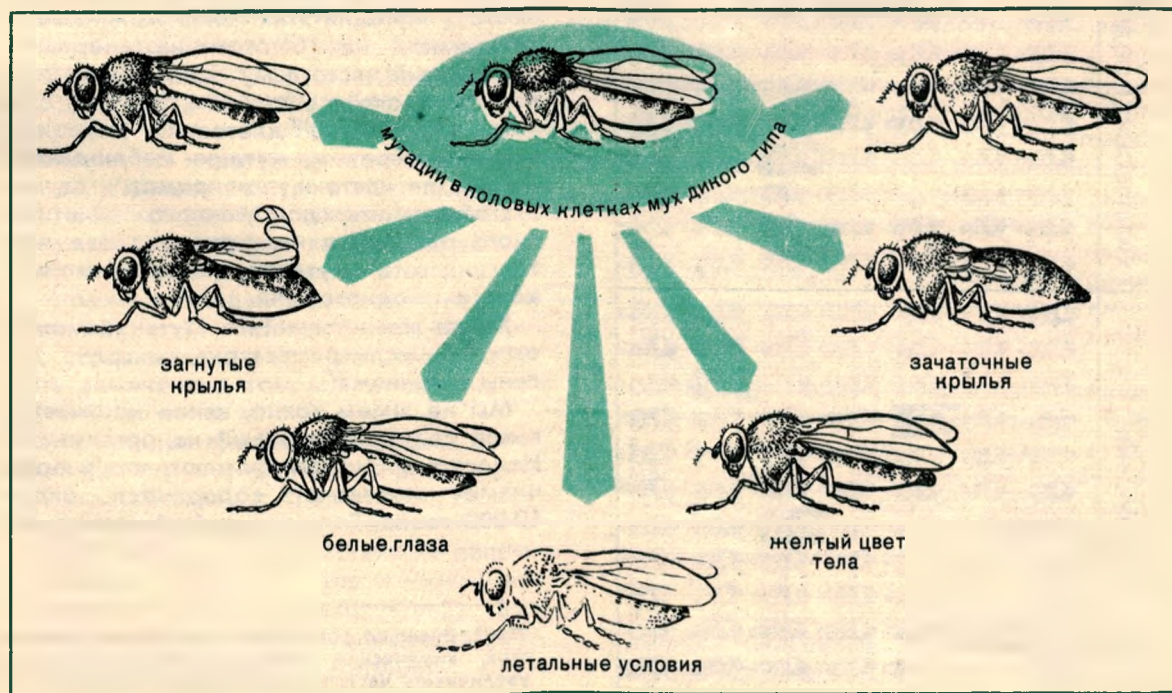
Биологи обнаружили, что каждый определенный ген может мутировать, давая ряд различных форм. Каждая из форм носит название аллели и занимает в хромосоме всегда одно и то же место.





Почти любая из сторон жизнедеятельности организма может быть модифицирована путем генной мутации. Мутации могут влиять на размер и форму организма, его внутреннее строение, на эффективность процессов жизнедеятельности в его клетках, активность нервной системы и поведение организма (рис. 17—1). Мутации могут влиять как на самые незначительные стороны жизнедеятельности организма, так и на основные структуры и функции.

Генные мутации создают бесконечное разнообразие новых видов молекул ДНК. Эти новые виды генов обеспечивают организм новыми структурами, придают ему новые свойства, изменяют внешний вид. Некоторые из таких новых признаков оказываются более полезными и выгодными для организма по срав-

269

17—1. Мутации, происшедшие в половых клетках дикого типа дрозофилы, могут вызвать поразительные изменения во внешнем виде мух. Если мутация летальна, то ни одна из мух не достигает зрелого возраста.



БЕЗ ОБРАБОТКИ	
ПОВЫШЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ	
ХИМИЧЕСКИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ	
ОБЛУЧЕНИЕ	

нению с исходными. Другие мутации, вроде большинства тех, которые возникают в организмах, уже достаточно высоко специализировавшихся к настоящему времени, создают признаки, которые оказываются хуже по сравнению с признаками, характерными для предыдущей генерации.

17—2. Насколько часто возникают генные мутации? Генные мутации создают запас новых генетических инструкций, которые могут привести к возникновению новых форм организмов. В течение длительного времени биологи стремились обнаружить, насколько часто возникают генные мутации. На основании этих знаний они смогли бы прийти к более или менее разумным объяснениям того, каким образом на Земле появились новые виды организмов.

Когда биологи сравнили результаты ряда тщательных исследований, они пришли к заключению, что частота возникновения генных мутаций варьирует очень широко. Одни гены подвергаются мутациям достаточно часто — около одного на каждые 2000 гамет, тогда как в других мутации не наблюдается даже в течение нескольких миллиардов клеточных делений. Большинство генов, включая и те, мутации которых нам известны у человека, мутируют примерно один раз на миллион гамет каждой генерации. Частоту мутации этих генов можно записать как 1 на 10^6 гамет на генерацию. У бактерий частота мутаций может быть гораздо ниже и составлять одну на миллиард, т. е. 1 на 10^{10} клеток.

Таким образом, мутации наблюдаются далеко не часто и, по-видимому, не могут обеспечить достаточного генетического разнообразия. Однако такая низкая частота мутаций касается только какого-то одного гена.

Какое же количество мутаций можно ожидать, если рассматривать сразу все гены организма?

Мы не знаем точно, какое количество генов содержит каждый из организмов. Некоторые биологи считают, что в организме человека содержится около 10 000 генов. Если это действительно так

17—2. Внешние воздействия (например, температура, химические вещества, облучение) могут увеличивать частоту мутаций различных генов.

и если каждый из генов мутирует приблизительно с той же скоростью, что и остальные, тогда более чем одна из каждых 100 гамет должна была бы нести мутацию по крайней мере одного гена. Если представить себе, что большинство видов содержит миллионы индивидуумов, можно понять, что общее число новых мутаций в каждой генерации может быть очень большим. Поэтому мутации создают огромное генетическое разнообразие в организмах.

17—3. Почему возникают генные мутации? Гены в основном состоят из ДНК. Мутация возникает, когда в молекуле ДНК происходит какое-то изменение. Мутации могут возникать в любое время в течение жизни данного организма, кроме того, они могут возникать как в клетках тела, так и в репродуктивных клетках.

Большинство генов мутирует очень редко, и эти мутации часто остаются незамеченными. Мутация, которая возникает в какой-то клетке тела, может быть вообще не замечена. Только мутации, возникающие в репродуктивных клетках — спермиях и яйцах, имеют большое значение для генетики и эволюции организмов, размножающихся половым путем. Это те мутации, которые передаются следующему поколению.

Причины, вызывающие большинство мутаций, неизвестны. И действительно, биологи не знают, почему данный ген в какое-то определенное время мутирует. Для того чтобы разобраться в этих вопросах, биологи сосредоточили свое внимание на генных мутациях, происходящих в репродуктивных клетках. Мутации, возникающие в спермиях и яйцах, могут быть замечены в последующих поколениях, независимо от того, какая из сторон жизнедеятельности организма была затронута этой мутацией. Мутации же, возникшие в клетках тела, могут быть замечены в том же поколении, но сделать это очень трудно.

В настоящее время разработаны методы, позволяющие увеличить число мутаций искусственными средствами. Наиболее прямой путь увеличения частоты мутаций состоит в воздействии на репродуктивные клетки разнообразными внешними агентами (рис. 17—2). Вот некоторые из агентов, вызывающие увеличение частоты генных мутаций:

1. **Температура.** Когда повышают температуру репродуктивных клеток в пределах, переносимых организмом, частота мутаций увеличивается.

2. **Химические вещества.** Частота мутаций увеличивается при действии на репродуктивные клетки некоторых веществ. К таким веществам относятся горчичный газ (известный как отравляющее вещество иприт), формальдегид, перекись водорода и азотистая кислота.

3. **Облучение.** Было показано, что излучения высоких энергий, такие, как лучи Рентгена, электроны и γ -лучи, нейтроны и ультрафиолетовое излучение, способны вызывать увеличение частоты мутаций. Увеличение частоты мутаций под влиянием этих излучений иногда бывает поразительно большим.

17—4. Как было показано, что излучение вызывает мутации? Каким образом биологи убедились в том, что перечисленные выше внешние воздействия способны вызывать увеличение частоты мутаций по сравнению с обычной? Доказательство того, что излучение вызывает мутации, было представлено ²⁷¹ в 1927 г. Генри Мёллером, работавшим тогда в университете штата Техас. Будучи студентом Колумбийского университета, Мёллер работал с Морганом и Бриджесом в первые, наиболее интересные годы развития генетики *Drosophila*. Впоследствии Мёллер использовал любимый объект, плодную мушку, для проведения экспериментов по скрещиванию. Эти эксперименты должны были позволить ему выявить определенные виды мутаций, если они возникали.

Мёллер собирался выявить и измерить летальные мутации, которые возникали в X-хромосоме. Возникновение летальных мутаций в X-хромосоме должно было препятствовать развитию самцов плодовой мушки. Дело в том, что признаки самцов могут проявиться, если соответствующие им гены расположены в X-хромосоме, поскольку число генов в Y-хромосоме слишком мало, чтобы маскировать их действие (см. главу 16). Таким образом, эмбрионы самцов, несущие летальную мутацию в своей X-хромосоме, не смогут развиваться и, следовательно, не появятся среди потомства. Этим методом Мёллер собирался определить появление летальных мутаций в X-хромосоме.

Одна группа самцов *Drosophila* была облучена довольно большой дозой лучей Рентгена. Другая группа не облучалась, но в остальном содержалась в точно таких же условиях, как и экспериментальная группа. Далее самцов облученной и контрольной групп спаривали с самками, несущими известные гены в X-хромосоме. Эти гены обуславливали определенные признаки, которые можно было легко распознать. Таким путем эти хромосомы были генетически «помечены» и могли быть прослежены в потомстве. Поэтому Мёллер мог разбираться в потомстве, которое он получил от этого спаривания.

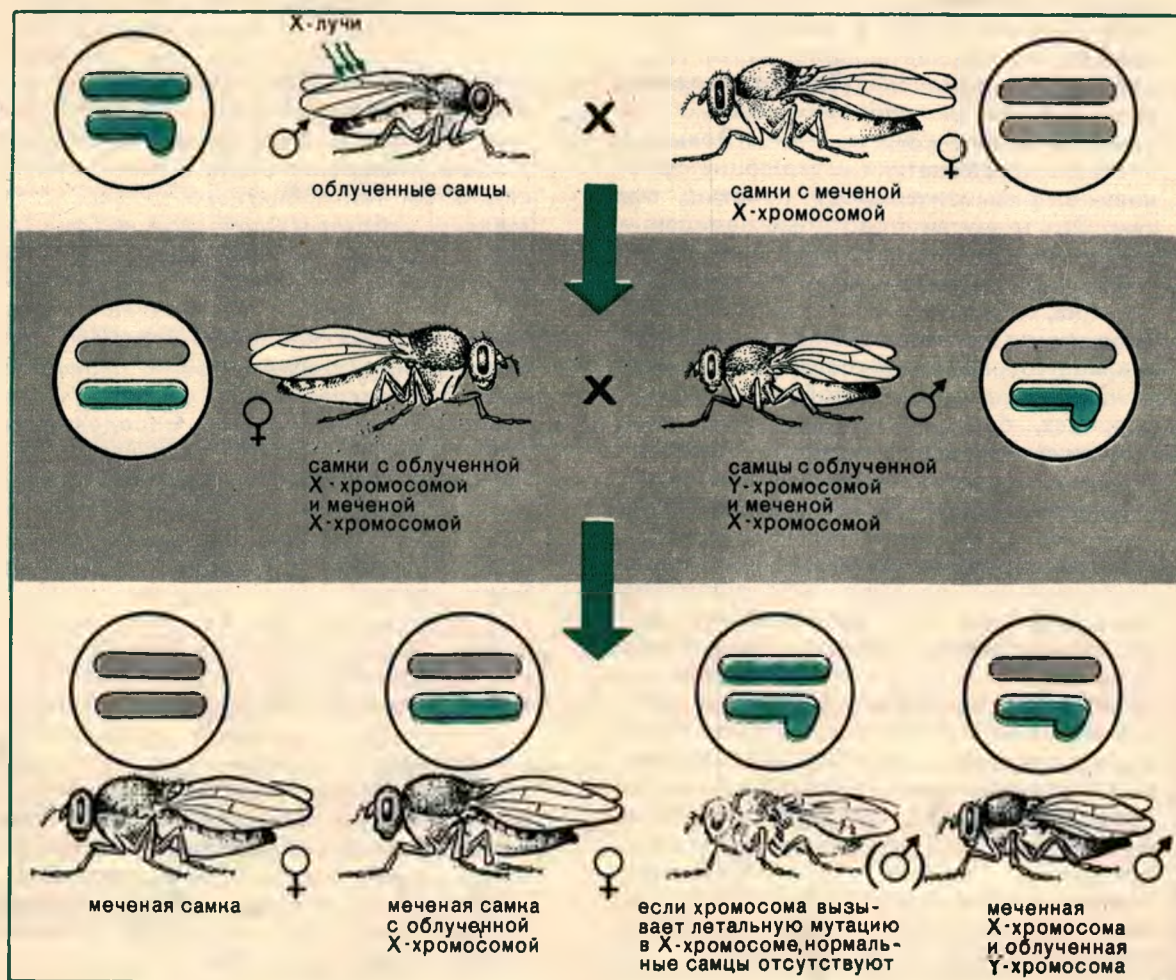
Каждая F₁ самка несла X-хромосому,

полученную ею от облученного самца. Другая X-хромосома была «помечена» известной мутацией. Во втором поколении F₂ можно было ожидать появления двух видов самцов, несущих X-хромосомы двух сортов. Одна группа самцов несла «меченые» гены, а другая могла обнаружить любые изменения, вызванные рентгеновским облучением. Если облучение вызывало летальную мутацию, самцы второго вида вообще не должны были бы появиться в потомстве (рис. 17—3).

Когда Мёллер изучил результаты проведенных им экспериментов, он обнаружил, что скорость возникновения летальных мутаций в группе, облученной луча-

17—3. Используя специальную методику, которая позволяла следить за каждой хромосомой, Мёллер сумел определить, когда возникает летальная мутация в X-хромосоме: в потомстве в одной из групп не было самцов. Контрольный эксперимент был равноценным, за исключением того, что первое поколение самцов не облучали.

272



ми Рентгена, в 100 раз выше по сравнению с контрольной группой. Без сомнения, облучение вызвало увеличение скорости появления летальных мутаций.

Работа Мёллера привела к необыкновенному расширению изучения мутаций, вызванных внешними факторами. Последующие эксперименты распространили результаты Мёллера и на другие виды мутаций во всех хромосомах *Drosophila*. За открытие мутагенного действия лучей Рентгена Мёллер был удостоен Нобелевской премии по медицине и физиологии за 1946 г.

По иронии судьбы, Стадлер, работавший с ячменем в университете штата Миссури, выполнил почти тот же эксперимент, что и Мёллер. В 1928 г. Стадлер также получил доказательства того, что радиация вызывает мутации. Стадлер и Мёллер работали почти одновременно, но Мёллер получил ответ первым. Для того чтобы получить одно поколение ячменя, требуется гораздо больше времени, чем для получения нескольких поколений плодовых мушек. В то время как жизнь всех организмов подчинена одним и тем же общим принципам, одни из организмов изучать гораздо легче, чем другие. Биологи сначала стараются разработать общие принципы, используя определенные организмы, наиболее подходящие для проведения соответствующих экспериментов. Мендель никогда бы не открыл законов наследственности, если бы вместо садового гороха ставил эксперименты на слонах!

В обычных условиях жизни молекулы ДНК очень стабильны. Они очень редко мутируют с образованием новых форм. Однако скорость таких изменений можно увеличить, действуя на эти молекулы большими количествами энергии. Иначе говоря, ультрафиолетовое излучение и электрические разряды первобытной земной атмосферы могли значительно увеличить частоту мутаций первичных генов и таким путем ускорить процесс эволюции.

17—5. Радиация может оказывать и другое биологическое действие. Излучения высокой энергии существуют на Земле с момента ее образования. Но только в последние годы люди полностью разобрались в той пользе и потенциальной опасности, которые таят в себе различные виды радиации.

Радиация представляет собой один из компонентов естественной среды. Горные породы, например уран, содержат радиоактивные вещества. Радиоактивные вещества выпадают на Землю после испытаний ядерного оружия в атмосфере. Землю непрерывно бомбардируют космические лучи, приходящие из космоса. В известном смысле жизнь развивалась в среде, пронизанной излучением. Однако технический прогресс ведет в настоящее время к тому, что количество радиации, воздействующей на жизнь, все время увеличивается.

В 1942 г. человек начал новую эру, открыв средства высвобождения энергии атома. Энергия атома может служить для производства электричества, приводить в движение корабли, подводные лодки, автомобильные двигатели.

С биологической точки зрения важно знать, что освобождение атомной энергии почти всегда сопровождается испусканием определенного вида радиации. Кроме того, необходимо знать, когда радиация может стать опасной, чтобы можно было принять меры предосторожности.

Для медицинских целей были разработаны и построены приборы, в которых возникают лучи Рентгена, а также машины, использующие радиоактивные вещества. Такие приборы обычно используют для диагностики и лечения, но облучением врачи пользуются только в тех случаях, когда это совершенно необходимо. Они, кроме того, принимают необходимые меры предосторожности, чтобы защитить пациента и работающий рядом медицинский персонал от нежелательного воздействия радиации.

Человек и другие млекопитающие чувствительнее к облучению, чем другие виды организмов, например плодовая мушка. Количество радиации, смертельное для человека, не приносит скольконибудь заметного вреда плодовой мушке, хотя и может привести к увеличению количества генных мутаций в ее репродуктивных клетках.

Радиация влияет на жизнь двумя путями. Во-первых, она действует на клетки тела данного индивидуума. Большие дозы радиации, которым подверглись те, кто оказался вблизи атомных взрывов в Японии во время прошедшей войны, вызвали тяжелые формы лучевой болез-

ни. Она выражается в поражении кожи и внутренних органов. Особенно страдают при этом растущие ткани организма. Например, поражение кроветворных тканей приводит к возникновению анемии. Более отдаленными последствиями действия радиации могут быть злокачественные опухоли, катаракта глаз и укорочение жизни. Когда облучению подвергается все тело млекопитающего, наблюдается общая дегенерация клеток организма. Так, например, у щенка, в течение длительного времени получавшего тотальное облучение, появляются признаки преждевременного старения — седеет шерсть, ухудшается подвижность суставов и т. д.

Таким образом, первый путь, по которому развивается радиационное поражение организма, состоит в разрушении клеток организма в течение жизни облученного индивидуума.

Другая сторона радиационного повреждения организма состоит в изменениях, которые облучение вызывает в репродуктивных клетках. Эти изменения с точки зрения генетики и эволюции являются более важными. Эти изменения могут повлиять на судьбу всех будущих поколений (рис. 17—4).

Весьма вероятно, что мутации, вызванные радиацией в молекулах ДНК половых клеток, перейдут в следующие поколения. Так как такие изменения в генах являются постоянными, они становятся составляющей генетического раз-

нообразия данного вида. У большинства видов подавляющее большинство таких мутаций являются рецессивными. К сожалению, большинство рецессивных мутаций, как правило, вредны, а проявляется этот вред в том случае, если присутствуют они в обеих хромосомах пары. Такие мутации могут повлиять на жизненные процессы во время развития или в течение жизни индивидуума. Многие генетические эффекты облучения трудно оценить, поскольку рецессивные мутации могут существовать в скрытом виде в течение многих поколений.

Мутации, которые возникают в репродуктивных клетках, проявляются как генетическое последствие облучения. Когда мы обсуждаем возможное влияние на живые организмы космического излучения или излучения от других источников, мы должны четко различать действие радиации на клетки тела и действие радиации на гены половых клеток, которые передаются будущим поколениям.

Хотя молекулы ДНК удваиваются с необыкновенной точностью, случайные ошибки в этом процессе могут привести к возникновению мутаций. Мутациями называют постоянные изменения в генетических командах клеткам, которые могут влиять на любые стороны развития организма или его жизни. Каждый из генов мутирует очень редко. Однако когда рассматриваются мутации всех генов организма, становится ясным, что мутации вносят огромное генетическое разнообразие.

● На частоту возникновения генных мутаций влияет действие различных внешних факторов. Наиболее эффективным является действие излучения высоких энергий рентгеновских аппаратов и радиоактивных источников. Радиация, действуя на организм, может влиять на клетки тела или вызывать мутации в половых клетках. С точки зрения генетики и эволюции, возникающие в половых клетках мутации являются очень важными, так как они могут быть переданы последующим поколениям.

◆ Проверьте себя

1. Что такое ген? 2. Что такое мутация? 3. Что такое летальная мутация? 4. Как называются различные формы гена? 5. Насколько часто наблюдаются мутации какого-то определенного гена

17—4. Излучение от различных источников может повреждать клетки тела и вызывать мутации в половых клетках.



при образовании половых клеток у человека? 6. Какие воздействия могут привести к возникновению мутаций? 7. Какими способами можно повысить частоту возникновения мутаций?

Гены в популяциях

17—6. Насколько часто встречаются в популяции определенные гены? Менделя интересовали гены как отдельных растений гороха, так и гены «семей» гороховых растений. Открытые им законы применимы к множеству генетических признаков, которые легко обнаружить. Так, мы можем отличать коричневые полосы от светлых, гладкие семена гороха от морщинистых, шкурку черного цвета от шкурки белого цвета и группу крови А от В.

В прошлом генетики работали именно с такого вида признаками. Они изучали присутствие этих признаков в отдельных семьях. Генетики описывали внешний вид родителей, внешний вид детей и часто внуков, отмечая наличие интересующего их признака. При этом они получали «схемы наследования» признака вроде тех, что были представлены в главе 15. С помощью основных законов, открытых Менделем, генетики могут понять, каким образом наследуются самые различные признаки.

Генетиков, кроме того, интересуют и другие вопросы, которые становятся в настоящее время все более и более важными. На эти вопросы изучение наследственности по семьям ответа дать не может. Для этого необходимо разрабатывать новые методы.

Представьте себе, что в результате автомобильной катастрофы в больницу поступил человек в тяжелом состоянии. Он потерял много крови, и ему необходимо сделать переливание. Лаборатория больницы сообщила, что кровь его принадлежит к группе В, резус-фактор отрицательный. Оказывается, что в больнице имеется только очень небольшое количество такой крови. Больница обращается к людям, имеющим эту группу крови, с просьбой быть донорами для переливания крови этому пострадавшему. Возникает вопрос: сколько людей из ста могут иметь кровь групп А и В с отрицательным резус-фактором? Так как известно, что все группы крови и резус-фактор являются врожденными, ясно,

что люди с группами крови А и В и отрицательным резус-фактором могут быть потомками родителей только с определенными генотипами. А насколько часто такие генотипы встречаются в популяции? На этот вопрос генетические исследования обычного типа ответить не могут. Проблемами такого рода занимаются ученые, работающие в одной из специальных областей генетики, называемой популяционной генетикой. Короче говоря, у нас возник новый вопрос относительно генов. Как часто встречается в популяции какая-то определенная аллель?

17—7. Цель изучения — гены популяций. Биолог, которого интересует генетика популяций, уже рассматривает не только гены отдельных индивидуумов и семей. Он пытается изучать гены всей популяции в целом.

Работать с целой популяцией трудно. Ясно, что человеческая популяция представляет собой очень сложную группу индивидуумов. В ней присутствуют индивидуумы всех возрастов. Одни из них женаты, другие нет. Одни пары имеют большие семьи, у других детей вообще нет.

Для того чтобы работать с генами популяций, генетику приходится делать некоторые допущения. Он понимает, что сделанные им допущения не вполне точны. Однако, исходя из прошлого опыта, он знает, что заключения, сделанные им на основании этих допущений, будут достаточно верно отражать истинную ситуацию.

Генетика полагает, что гены всех членов популяции, способных к размножению, составляют большую группу, называемую генетическим пулом. В действительности существуют два пула: один из них составляют гены мужских половых клеток, другой — женских половых клеток. Все эти гены могут объединиться в новом индивидууме в результате процесса оплодотворения. Обратите внимание, что мы не утверждаем, что какие-то определенные гены объединяются с какими-то другими определенными генами. Просто существует некоторая вероятность такого объединения.

Когда мальчики и девочки учатся в школе, они не знают, на ком они в дальнейшем женятся или за кого выйдут замуж. Они не знают, с какими ге-

нами в популяции могут соединиться их собственные гены. Такая высокая степень неопределенности приводит к тому, что соединение большинства генов в популяции происходит в среднем в высшей степени произвольно. А это означает, что соединение одной аллели какого-то гена с другой аллелью зависит главным образом от частоты встречаемости этих двух аллелей в популяции. Чем больше в популяции аллелей какого-то определенного вида, тем больше вероятность генетического объединения с этой аллелью.

В общем, генетики обнаружили, что для большинства признаков вероятность образования определенных видов пар в популяции уравнивается. Эта вероятность должна зависеть главным образом от частоты признаков в популяции. Цвет волос, например, так же как и другие признаки, предопределен генетически. Очевидно, что если на сто индивидуумов популяции имеется один рыжеволосый, вероятность встречи с ним весьма невелика.

276 Возьмем простой пример. Представьте себе молодого человека, который собирается жениться. Если все девушки в той группе, из которой он собирается выбрать жену, блондинки, то вероятность жениться на блондинке составляет для него 1. Если половина девушек блондинки, а половина брюнетки, тогда вероятность жениться на блондинке составит $1/2$. Конечно, вероятность в пользу блондинок может увеличиться, если молодой человек отдаст предпочтение блондинкам. Но ведь другой молодой человек может отдать предпочтение брюнеткам.

В военных лагерях автомашины и грузовики, используемые для различных целей, объединяются в некоторый «пул». Парк имеет всевозможные виды автомашин, необходимых для перевозок. Выбор машин, естественно, ограничен теми автомобилями, которые имеются в автопарке и находятся в рабочем состоянии.

То же самое имеет место и в случае генетических пулов. Все гены популяции составляют некоторый «парк» генов. Выбор генов ограничен теми, которые присутствуют в пуле. В действительности это означает, что молодой человек или молодая женщина, вступающая в брак, «выбирают» из этого пула генов, даже

если брак не определяется теми видами генов, носителями которых являются он и она. Поскольку понять и распознать можно лишь очень небольшое число признаков человека, брак представляет собой почти случайную «выборку» генетического пула.

17—8. Значение популяционной генетики. Знание популяционной генетики помогает разрешить многие проблемы. Эти знания становятся в руках генетика ценным орудием. Во-первых, они помогают лучше понять популяции — их структуру и историю. Важно знать, насколько часто встречаются в популяции некоторые гены; особенно это касается генов, определяющих состояние здоровья человека. Диабеты, слабоумие, мышечная дистрофия и многие другие болезни имеют, по-видимому, генетическую основу. Чем больше мы будем знать о том, как эти болезни распределяются в популяциях, тем большего успеха можно будет добиться в борьбе с ними. От разрешения таких проблем зависит благосостояние всей популяции.

Другой из современных проблем является оценка генетических последствий действия излучения больших энергий. В наш атомный век необходимо иметь надежные средства для определения частоты вредных генов в популяции. Проводя время от времени такие определения, можно будет узнать, увеличивается ли общее число вредных мутаций, вызываемых космическими лучами, медицинскими и зубоврачебными процедурами и промышленными источниками ядерной энергии.

Таким образом, популяция становится важным объектом генетических исследований. С течением времени популяции развиваются, потому что количество аллелей в популяциях и их виды изменяются. Биологи, изучающие современные популяции, следят за изменением частот различных аллелей с течением времени. Эти исследования дают биологам возможность знать, что происходит с генами в популяциях.

●Помимо того, что генетиков интересует, каким образом происходит передача от родителей к потомству какого-то определенного признака в пределах одной семьи, их интересует также, как часто встречается тот или иной ген в

пределах всей популяции. Знание частоты генов в популяции представляет не только общий интерес, но и имеет практическое значение для медицины, просвещения и управления. Несмотря на то что популяции очень сложны для изучения, генетики разработали методы получения данных, на основании которых можно делать заключения о популяциях в целом. Практически считается, что все гены всех индивидуумов популяции, способных к размножению, составляют общий пул. Соединение гамет определенного вида и развитие индивидуумов определенного вида может быть предсказано с большей или меньшей степенью вероятности. Аллели генов, наиболее часто встречающихся в популяции, будут передаваться потомству с большей частотой.

◆ Проверьте себя

1. Что такое популяция? Приведите пример. 2. В чем различие между генетикой семей и популяционной генетикой? 3. Какие из генов популяции важны с генетической точки зрения? 4. Что такое генетический пул? 5. Какие практические задачи делают популяционную генетику важной областью исследований?

Поколения в популяциях

17—9. Генетический пул популяции изменяется очень медленно. Многие виды генов обычно присутствуют в популяции в очень больших количествах. Однако относительные количества различных аллелей одного гена в генетическом пуле изменяются очень медленно. Соотношение аллелей определенного вида остается из поколения в поколение почти постоянным.

Для того чтобы убедиться в этом, давайте рассмотрим простой пример. Представьте себе популяцию, состоящую только из блондинов. В этой популяции все гены пула, определяющие цвет волос, будут одинаковыми, т. е. все они будут вызывать одинаково белокурый цвет волос. Предположим, что члены этой популяции образуют супружеские пары только в пределах этой популяции. Это означает, что каждый ребенок, родившийся в этой популяции, будет нести набор генов из пула данной популяции, но гены цвета будут всегда давать светлые волосы. Таким образом, у всех де-

тей волосы будут светлыми, и в пул генов следующего поколения эти дети несут гены светлых волос. Количество генов, определяющих светлый цвет волос, останется таким же и в следующем поколении — 100%.

Хотя система наследования цвета волос пока еще не вполне выяснена, давайте предположим, что аллель темных волос доминантна по отношению к аллели светлых волос. Теперь давайте представим себе популяцию, состоящую наполовину из гомозиготных блондинов, наполовину из брюнетов, также гомозиготных. Тогда в пуле генов аллели светлых волос составят половину, другая же половина будет состоять из аллелей темных волос. Если блондины будут жениться только на блондинках, а брюнеты на брюнетках, тогда соотношение аллелей светлых и темных волос останется постоянным. Предполагается, что все пары имеют одинаковое число детей.

Теперь рассмотрим случай, когда блондин женится на брюнетке или наоборот. В этом случае каждый из их детей образует равное количество аллелей 277 темных и светлых волос. Они смогут передать эти аллели своему потомству с равной степенью вероятности. Таким образом, их потомство будет нести половину аллелей светлых волос, половину темных. Частоты же этих двух аллелей в популяции останутся неизменными (рис. 17—5).

Частоты генов в пределах пула имеют тенденцию сохраняться постоянными из поколения в поколение. Это справедливо независимо от исходных частот генов и не зависит от того, как образуются супружеские пары в пределах данной популяции. Это справедливо и для популяций животных и растений, размножающихся половым путем. Единственное условие: чтобы скрещивание было произвольным относительно изучаемого признака.

17—10. Как изменяются популяции. Если частоты всех генов, присутствующих в популяции, имеют тенденцию оставаться постоянными, что же тогда вызывает изменение генетического состава популяции? Существует несколько факторов, способных внести изменения в частоту данного гена.

Прежде всего это мутация, о которой уже шла речь. Если одна аллель гена

	 <p>если половина мужчин брюнеты BB</p>	 <p>если половина мужчин блондины bb</p>
 <p>если половина женщин брюнетки BB</p>	 BB  BB  BB  BB <p>все дети брюнеты</p>	 bb  bb  bb  bb <p>все дети брюнеты</p>
 <p>если половина женщин блондинки bb</p>	 bb  bb  bb  bb <p>все дети брюнеты</p>	 bb  bb  bb  bb <p>все дети блондины</p>
<p>Тогда эти браки возможны. Посчитайте, останутся ли постоянными в популяции соотношения аллелей В и b.</p>		

17—5. Частоты разных аллелей остаются постоянными из поколения в поколение, если супружеские пары образуются произвольно относительно определенного признака.

мутирует в другую, например аллель темных волос в результате мутации превращается в аллель светлых волос, тогда число генов светлых волос будет увеличиваться в популяции. Однако, после каждой такой мутации пул генов восстанавливает свою стабильность, и частоты генов сохраняются на этом новом уровне. Если в течение длительного времени одна аллель будет мутировать в другую, частота второй аллели в популяции может подняться до высокого уровня.

Вторым фактором, который может влиять на частоту генов в популяции, является отбор. На языке генетики отбор означает, что у одних аллелей популяции появляется преимущество перед другими в смысле выживания. На примере гена, обуславливающего гемофилию,

о котором шла речь в главе 16, видно, каким образом действие отбора может быть направлено против какой-то аллели. Больные гемофилией, у которых резко снижена свертываемость крови, вряд ли будут иметь так же много детей, как и носители аллели, определяющей нормальную свертываемость крови: отбор действует против этого признака и против контролирующей его аллели. Таким образом, частота аллелей гемофилии в популяции будет уменьшаться.

Однако следует помнить, что полное исчезновение аллели гемофилии маловероятно. Эта аллель сохраняется в популяции, поскольку наблюдается определенная частота мутаций нормальных аллелей в аллели гемофилии. Другими словами, между мутациями этой аллели

и ее исчезновением из популяции в результате отбора существует некоторое равновесие.

Третий фактор, влияющий на частоту аллели в популяции, это миграция. Очень малое количество популяций является полностью изолированным от других популяций в пределах одного и того же вида. Время от времени некоторое количество индивидуумов популяции может оставлять ее, тогда как новые особи могут присоединяться к популяции. И конечно, эти индивидуумы вносят и собственные гены. Когда особи покидают популяцию, они при этом забирают свои гены из пула данной популяции и вносят их в пул генов другой популяции, к которой они присоединятся. С генетической точки зрения такие миграции индивидуумов со слегка различающимися наборами генов приводят к изменениям пулов генов обеих популяций. Например, если бы все блондины покинули какую-то популяцию, частота аллелей светлых волос в этой популяции упала бы очень резко.

В процессе эволюции важную роль играет, несомненно, еще один фактор, а именно изоляция. Когда большие популяции распадаются на более малочисленные, как это часто бывает, пулы генов этих меньших популяций могут сильно различаться между собой. Если, например, большая популяция, состоящая из блондинов и брюнетов, распадается на более малочисленные группы, частота генов светлых волос в одной из таких малочисленных групп может быть очень высокой, тогда как в другой небольшой группе она может быть весьма низкой. В каждой новой популяции произвольное скрещивание восстанавливает равновесие генов, однако в двух изолированных популяциях эти равновесия могут быть совершенно разными.

17—11. Как происходит изоляция генетических пулов? Как мы только что видели, существует несколько путей, ведущих к постепенному изменению популяций. В результате мутаций, отбора, миграций и изоляции, так же как и под влиянием других факторов, популяции с течением времени могут очень сильно измениться.

Когда большая популяция распадается на несколько меньших, может оказаться, что каждая из этих меньших популяций будет слегка отличаться от других. Отча-

сти это происходит потому, что условия обитания каждой из популяций несколько отличаются от условий обитания других популяций. Если миграция между популяциями полностью исключена, тогда со временем различия между популяциями становятся все более отчетливыми. В таком случае отсутствуют возможности обмена генами.

Ситуацию, подобную только что описанной, наблюдал Дарвин на Галапагосских островах. Он заметил, что вьюрки, обитающие на различных островах, при всем своем сходстве имеют поразительные отличия. Ему удалось насчитать 13 различных видов вьюрков. Все эти виды были близкородственными, но каждый из них был приспособлен к своим условиям обитания (см. рис. 17—6). Дарвин решил, что раз они так похожи, то должны иметь общего предка. Наблюдение над галапагосскими вьюрками и другие наблюдения, сделанные Дарвином во время его путешествия, послужили основой теории эволюции путем естественного отбора.

Можно представить себе много различных путей, по которым может произойти изоляция популяций. Популяции, населяющие острова, являются хорошими объектами для изучения, поскольку острова часто бывают разделены большими водными пространствами. На таблице 17 показано, что разные острова Галапагосского архипелага населяет разное количество видов дарвиновских вьюрков.

Популяции могут быть изолированными и другими естественными барьерами. Две популяции могут быть разделены ущельем, по дну которого протекает река. Таким примером является Большой Каньон реки Колорадо в штате Аризона. В то время как температура на берегах Каньона характерна для плато, находящегося на высоте 2500 м над уровнем моря, температура на дне Каньона достигает 40°С и более, т. е. типична для пустынь. Таким образом, несмотря на то, что северный берег Каньона виден с южного, популяции животных разделены негостеприимной пустыней и рекой.

Ряд форм, живущих на северном краю Большого Каньона, отличается от родственных им форм, живущих на южном краю. Различные популяции красивых белок, живущих на северном и южном

краях, очевидно, принадлежали когда-то к одному и тому же виду. Но в течение длительного периода изоляции белки постепенно стали отличаться друг от друга. Белки северного края имеют черное брюшко и белый хвост, тогда как белки южного края имеют белую шерсть на нижней поверхности тела и серый хвост (цветн. табл. 17). Поскольку они не скрещиваются, биологи считают их двумя разными видами. Местообитание этих белок ограничено плато, где они питаются молодой корой сосен, поэтому Большой Каньон представляет для них непреодолимую преграду.

Следует непрерывно помнить о том, что, когда речь идет о двух изолированных популяциях, например о двух видах белок на берегах Большого Каньона, мы, в сущности, имеем дело с двумя пулами генов, т. е. с генами двух изолированных друг от друга популяций. Это пулы генов, которые постепенно приобретают различия путем мутаций. Это виды аллелей, частота которых в популяции постепенно изменяется в результате отбора.

280 Однако препятствия для скрещивания не обязательно должны носить географический характер. Популяции организмов могут жить на одной и той же территории и все-таки не скрещиваться между собой. Их пулы генов сохраняются раздельными. В человеческих популяциях, например, пулы генов могут оставаться изолированными, несмотря на то,

что члены популяций живут на одной и той же территории. Людям, принадлежащим к некоторым религиозным группам, разрешается вступать в брак только с людьми той же группы. Несмотря на то, что они в повседневной жизни свободно общаются со многими другими людьми, с генетической точки зрения их гены остаются разделенными на разные пулы.

17—12. Происхождение новых разновидностей. Таким образом, мы видим, что когда две популяции оказываются по какой-то причине изолированными, их пулы генов начинают изменяться. Спустя длительное время эти изменения могут стать очень сильными. Иногда это приводит к тому, что члены двух популяций становятся неспособными к скрещиванию и производству плодотворного потомства. Иногда брачные периоды двух близкородственных популяций становятся настолько различными, что уже не перекрываются друг другом. В этом случае скрещивание и обмен генами становятся невозможными. В штате Индиана, например, время размножения у одного вида жабы наступает раньше, чем у другого близкого ему вида. Несмотря на то, что жабы этих видов живут в одном и том же месте и могут скрещиваться в лабораторных условиях, пулы их генов почти полностью изолированы естественными условиями. Эти виды будут, вероятно, становиться все более и более отличны-

17—6. На этой карте Галапагосских островов показано, сколько из 13 видов дарвиновых вьюрков обнаружено на каждом из островов. Океан создает препятствие для перемещения птиц с одного острова на другой, поэтому на наиболее удаленных островах (Кулпепер и Венман) обнаружено только по 3 вида, из которых 2 одинаковы.



ми друг от друга, хотя когда-то они принадлежали к одному виду.

У растений пыльца некоторых популяций не прорастает при попадании на рыльца пестиков другой популяции. Это другой вид генетической изоляции, который может приводить к образованию отличающихся разновидностей.

Мало-помалу, по мере того как пулы генов становятся все более изолированными, популяции становятся все более и более отличными. Со временем они становятся легко отличимыми друг от друга. Такие популяции называют подвидами одного вида. Иногда подвиды скрещиваются между собой, но обычно этого не происходит. Они являются частично изолированными от членов других популяций того же вида.

Биологи различают эти подвиды в системах классификации. В Северной Америке, например, можно встретить несколько подвидов обычных птиц. Каждый из подвидов населяет определенную географическую область, хотя иногда эти области перекрываются. Различные подвиды соек, представленных на цветной таблице 17, имеют различные ареалы распространения. Существуют подвиды малиновок, кардиналов, подвиды различных воробьев, певчих птиц, крапивников и дятлов. Различают подвиды и других, менее известных птиц и большинства других форм жизни.

Короче говоря, мы видим, что большие популяции подразделяются на меньшие популяции. Со временем пулы генов становятся частично изолированными, и в каждой популяции появляются новые генетические характеристики. Таким образом в пределах вида возникают новые разновидности.

● Когда популяции изучают с генетической точки зрения, в центре внимания обычно находятся их пулы генов. Соотношение различных аллелей в пуле остается из поколения в поколение приблизительно постоянным. Такое генетическое равновесие может, однако, изменяться под влиянием мутаций, отбора, действующего против или в пользу какого-либо признака, миграций или генетической изоляции в каких-то условиях обитания. Если популяции организмов, принадлежащих к одному виду, оказываются генетически изолирован-

ными, они могут становиться все более отличными друг от друга. Наличие препятствий для скрещивания между членами таких популяций географического или иного характера приводит к образованию новых подвидов.

◆ Проверьте себя

1. Каким образом мутация может внести изменение в генетический пул популяции? 2. Каким образом отбор вызывает изменения в генетическом пуле популяции? 3. Каким образом миграция генов из пула, или обратно, вызывает его изменения? 4. Как влияет на генетический пул популяции ее изоляция? 5. Какие барьеры разделяют два вида белок, живущих на берегах Большого Каньона?

Происхождение новых сортов и пород

17—13. Одомашнивание растений и животных. Еще на заре истории человек научился использовать различные растения и животных в пищу, для изготовления одежды, перевозок и охраны. Человек для достижения желаемой цели пользовался по существу теми же процессами, какие происходят в природе, но стремился изменить генетические пулы популяций. Хотя человек и не знал, каким образом увеличить количество мутаций среди своих животных и растений, он мог обратить внимание на вариации в природе (цветн. табл. 18). Он мог применить отбор, решая, от каких организмов следует получать потомство.

Процесс подбора родительских пар для получения потомства носит название **искусственного отбора**. Он отличается от естественного отбора. Естественный отбор способствует выживанию тех генотипов, которые обуславливают лучшую приспособляемость организмов к условиям их существования. Искусственный отбор гарантирует выживание только тех форм, свойства которых полезны для человека (цветн. табл. 19).

Человек понимает роль генетической изоляции в получении желательных ему форм животных и растений. Он сохраняет генетические пулы этих форм отдельно от форм нежелательных. Другими словами, он препятствует их скрещиванию с формами, которые считает менее желательными. Он ограничивает приток нежелательных генов в его породы.

Люди, содержащие породистых собак, кошек, лошадей, выращивающие кукурузу, цветы и т. д., принимают необходимые меры, чтобы эти животные и растения скрещивались только с организмами соответствующей породы. Таким путем генетические пулы пород сохраняются постоянными и изменяются лишь за счет мутаций, которых нельзя предотвратить.

Помесные кошки или собаки имеют почти произвольный набор генов популяций кошек или собак. В главе 3 вы читали о том, как Дарвин, создавая свою теорию, изучал породы домашних голубей. Он сравнивал огромное разнообразие голубей с тем разнообразием, которое можно легко наблюдать в природе. Он пришел к выводу, что в природе можно наблюдать точно то же самое, что происходит при выведении новых пород домашних животных и растений.

282 17—14. Новые генотипы и сельское хозяйство. Через много поколений человек сумел достигнуть замечательного успеха в улучшении домашних растений и животных. В большинстве случаев этот успех достигался отбором очень незначительных улучшений. Эти улучшения были направлены на сохранение животных и растений, обладающих качествами, которые человек стремился поддерживать в породах: овец с несколько более длинной шерстью, коров, дающих немного больше молока, растений пшеницы, у которых в колосьях было немножко больше зерен.

В последние годы человек, вооруженный знаниями и методами генетики, смог применить новые средства для разрешения старых проблем. Одним из наиболее ярких примеров применения известных генетических законов было создание гибридных сортов кукурузы. В 1914 г. Шуллер сообщил о результатах, полученных им при скрещивании двух различных сортов кукурузы. Полученный в результате скрещивания двух сортов гибрид оказался улучшенным по многим качествам — твердости, размерам, единообразию, силе и устойчивости к заболеваниям. Причина такого улучшения была названа гибридной мощностью, или гетерозисом (рис. 17—7). Знание гибридной мощности было применено непосредственно для разрешения проблемы улучшения качества кукурузы, культивируемой в США. Результаты оказались

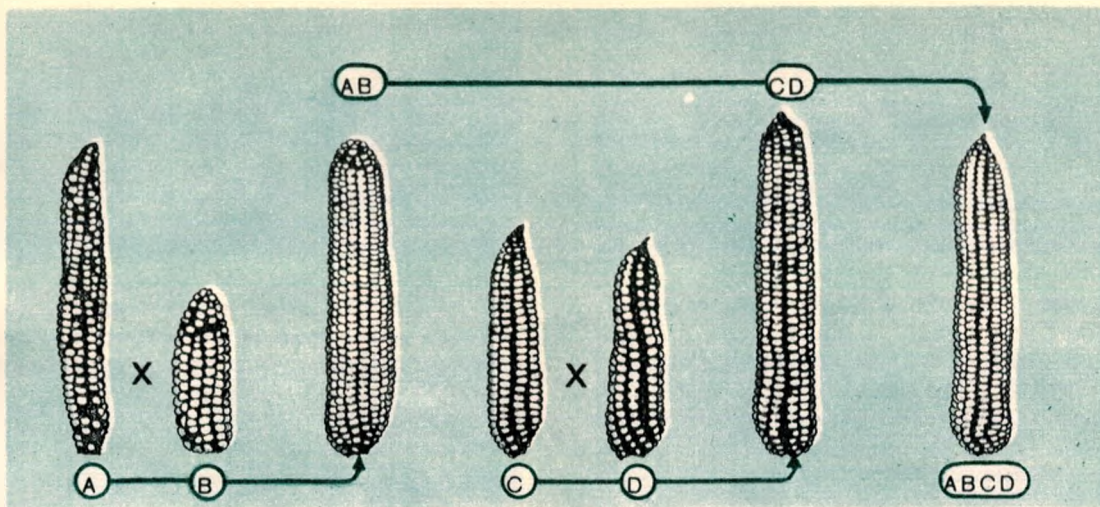
настолько успешными, что в настоящее время почти все площади, находящиеся под кукурузой, засеваются гибридными сортами.

Использование гибридных сортов привело к большому увеличению урожая с гектара посевов. Початки растут примерно на такой высоте стебля, которая позволяет механизировать уборку урожая.

Использование гибридных сортов привело к улучшению качества и ценности урожая кукурузы. Было установлено, что увеличение доходов от урожая только за период 1942—1944 гг., когда гибридными сортами было засеяно около половины площадей в стране, составило около двух миллиардов долларов. Это примерно равно стоимости создания первой атомной бомбы в тот же период.

Получение новой породы скота американскими скотоводами является примером того, как в породах домашних животных создают необходимые признаки. Скот на пастбищах страдал от инфекционных болезней. Переносчиками возбудителей болезней были насекомые, которые прокусывали тонкую шкуру животных. Скотоводы решили скрестить американскую короткорогую породу с брахманской, которая имеет толстую шкуру. Но брахманская порода дает очень мало мяса. Из потомства, полученного в результате скрещивания этих пород, для дальнейшего скрещивания отобрали животных с толстой шкурой и хорошей упитанностью. Повторные скрещивания с последующим отбором привели к созданию настоящей гибридной линии. В результате была получена красивая порода скота, известного под названием Santa Gertrudis, которая имела толстую кожу брахманской породы и прекрасное мясо американского скота. Эти животные могли спокойно пастись на пастбищах, опасных для животных с тонкой шкурой. Переносчики болезней не могли прокусить их толстую кожу (цветн. табл. 20).

Важно помнить, что когда мы говорили об улучшении растений и животных, мы обычно имели в виду улучшение в направлении, желательном для человека. Необходимо знать цель такого улучшения и учитывать условия, в которых придется жить новой породе. Признак, который составил бы преимущество



17—7. Сорт гибридной кукурузы, полученный во втором поколении в результате специальных скрещиваний. Скрещивали сорта А с В и С с D. В дальнейшем скрестили их потомков, чтобы получить для возделывания крепкие однородные и мощные растения.

в одних условиях, может оказаться жестокой помехой для жизни в других условиях.

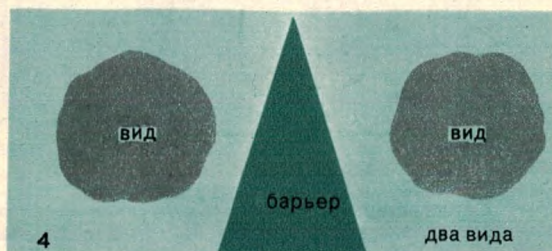
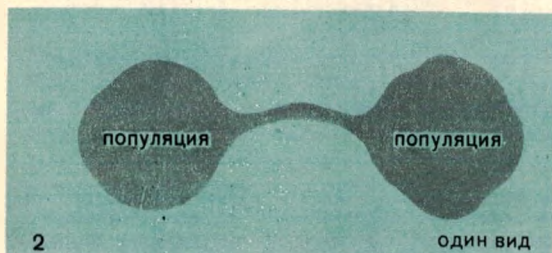
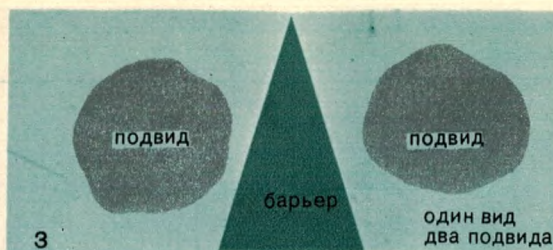
Селекционеры в прошлом, так же как и современные, отбирали для скрещивания потомков те организмы, которые были красивее других, быстрее других бегали или давали самые красивые цветки. Для того чтобы отделаться от нежелательных фенотипов, селекционеры проводили «отрицательный отбор» (выбраковку). Скотовод, стремящийся получить белую шерсть, естественно, будет стараться удалить из своего стада черных овец.

Для получения большого количества племенного поголовья селекционеры в настоящее время используют один из важнейших генетических методов — искусственное осеменение. Сперму высокопродуктивных племенных животных собирают, хранят в замороженном состоянии и используют в нужное время для осеменения самок. С улучшением методов замораживания стало возможным сохранять жизнеспособную сперму от племенных животных долгое время после смерти донора-самца. Этим методом в настоящее время наиболее широко пользуются селекционеры крупного рогатого скота, но он может быть использован и для других животных. Таким же образом можно сохранять сперму человека.

17—15. Происхождение видов. Наши современные представления о происхождении видов опираются на все те знания, которые были собраны Дарвином, и те наблюдения, которые были сделаны с того времени и до сих пор. Кроме того, они связаны с современными представлениями популяционной генетики и генетики семей. Мы уже видели, как популяции, когда пулы их генов изолированы, постепенно изменяются, и со временем в природе образуются отчетливые разновидности. Среди видов растений и животных мы находим примеры любой степени изоляции между популяциями одного и того же вида. Члены различных популяций могут быть очень похожими и могут легко скрещиваться. Члены других изолированных популяций могут быть настолько различными, что скрещивание между ними происходит с большим трудом.

В настоящее время в общих чертах ясно, как происходит образование новых видов. В простейшем случае, когда имеются только две популяции одного вида, можно представить себе следующую серию приблизительных событий:

1. Две популяции одного вида становятся настолько изолированными, что скрещивание между ними происходит редко. Обычно популяции разделены большими расстояниями или другими препятствиями географического характе-



17—8. Простая схема образования двух разных видов из одного. 1. Вид, образующий одну размножающуюся популяцию, может со временем расширить свой ареал и разделиться на две или более популяций, которые имеют ограниченный обмен генами. 2. Если возникает барьер, препятствующий скрещиванию между этими популяциями, генетические пулы становятся изолированными. 3. Спустя длительное время мутации и отбор делают их генетически отличными подвидами. 4. Когда эти подвиды станут неспособными к взаимному скрещиванию, их можно будет рассматривать как отдельные виды.

ра. Однако репродуктивная изоляция может быть вызвана только сезонными и функциональными причинами или поведением в период размножения. Поскольку пулы генов становятся изолированными, индивидуумы одной популяции не могут больше скрещиваться с индивидуумами другой.

2. В результате длительной репродуктивной изоляции пулы генов двух популяций становятся генетически различными. Со временем две эти популяции становятся настолько различными, что гены индивидуумов одной популяции не могут больше «объединяться» с генами представителей другой популяции так, чтобы у них рождалось жизнеспособное и плодовитое потомство.

3. Когда это случается, барьер нескрещиваемости становится непреодолимым. Можно говорить, что существуют два вида там, где раньше существовал один. Даже если эти два вида теперь живут рядом, они будут оставаться разными, и, вероятно, различия между ними будут продолжать увеличиваться. Они больше не скрещиваются, а эмбрионы, образовавшиеся в результате случайного спари-

вания, обычно не развиваются. На месте одного вида образовалось два новых, как показано на рисунке 17—8.

На цветной таблице 21 представлена модель происхождения двух видов птиц из одного исходного. Распространение этого вида ограничено прохладным климатом. Птицы обитают в большой области, включающей подножье двух гор, разделенных равниной (1) протяженностью в 150 км. Со временем климат этого района изменяется, и область прохладного климата перемещается на склоны гор (2). Теперь птицы уже не могут больше жить в долинах, но продолжают занимать прохладные склоны гор.

Исходная популяция разделилась теперь на две, каждая из которых живет в своем горном районе, отделенном от другого широкой равниной. Они изолированы географически и, следовательно, репродуктивно. В генах этих двух популяций продолжают возникать мутации, и каждая популяция начинает немного отличаться от другой по окраске, строению и физиологии. Эти различия имеют генетическую основу и становятся характерными для каждой популяции. Пулы генов

постепенно становятся совершенно различными (3).

Спустя несколько тысячелетий, когда климат вновь изменится, прохладная зона вновь спустится с горных районов и займет находящуюся между ними равнину, эти две популяции встретятся снова (4).

Но за прошедшее время длительная изоляция привела к тому, что в результате отбора эти популяции стали сильно отличаться друг от друга. Они не способны больше скрещиваться между собой. Их гены не могут больше объединяться с образованием плодовитого потомства. Две популяции превратились в два разных вида.

Таким образом, биологи предполагают, что большинство видов возникает путем постепенного накопления различий между пулами генов. Теперь следует поставить такие вопросы: можно ли таким же образом объяснить те огромные различия, которые мы наблюдаем между такими большими систематическими группами организмов, какими являются классы и типы? Могут ли мутации, рекомбинации, отбор, препятствия для скрещивания и миграции определить главные направления эволюции? Можно ли таким образом объяснить происшедшее много миллионов лет назад расхождение кошкоподобных и собакоподобных животных или развитие современной лошади от ее малорослых примитивных предков?

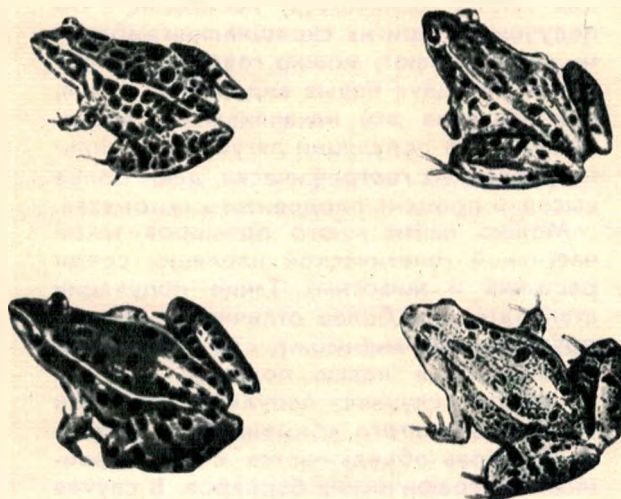
Конечно, эти главные направления процесса эволюции нельзя изучать непосредственно. Развитие их длилось очень долгое время. Но следует помнить, что у истоков эволюции, так же как и теперь, между близкими видами существовали весьма незначительные различия. Так, образование новых видов могло начаться с появления различий, по которым теперь различают порядки, или роды, растений и животных. Родственные индивидуумы, которые в наше время классифицируют как виды, роды и порядки, составляющие один из классов, могли произойти из группы когда-то близкородственных популяций. Изучая ископаемые остатки, мы узнаем, что предки современных кошек и собак 70 миллионов лет назад не очень сильно отличались друг от друга. Они, в сущности, могли тогда относиться к одному виду.

17—16. Происходит ли эволюция в настоящее время! Современные биологи в общем согласны с тем, что различные вариации, наблюдаемые в ныне живущих популяциях, являются серьезным свидетельством в пользу того, что в настоящее время продолжают действовать те же силы эволюции, которые определяли эволюцию в прошлом. Действительно, на примере многих видов можно и сегодня изучать «эволюцию в действии». Например, можно наблюдать популяции одного вида, живущие в разных географических районах. В течение долгого времени каждая из популяций приспосабливается к условиям окружающей ее среды. Каждая из популяций отличается от других даже в том случае, если ее члены могут иногда скрещиваться с представителями других популяций. И в то же время эта популяция живет по-другому в своих собственных условиях. Поэтому организмы каждой из популяций могут иметь разный внешний вид.

На рисунке 17—9 показаны лягушки, живущие в четырех разных географических районах. Все они относятся к одному виду, но выглядят по-разному. И действительно, биолог, знакомый с этим видом, может только по внешнему виду животных определить место их обитания.

285

17—9. Эти лягушки — представители географических разновидностей одного и того же вида — *Rana pipiens*: в в е р х у — разновидности, обитающие во Флориде и Нью-Джерси, в н и з у — разновидности, населяющие Колорадо и Техас.



Имеются также различия в строении их тела и физиологии. А нет ли, кроме того, различий в их воспроизводительных способностях?

Этой проблемой занимался Джон Мур из Колумбийского университета. Он обнаружил, что лягушки одного вида из различных областей Северной Америки могут скрещиваться между собой. Например, лягушки из Вермонта могут скрещиваться с лягушками из Нью-Джерси, а лягушки, обитающие в Нью-Джерси, с лягушками Луизианы. Лягушки Луизианы скрещиваются с лягушками Флориды. В большинстве случаев зародыши бывают нормальными. Однако если лягушек Вермонта попытаться скрестить с лягушками Флориды, или лягушек, обитающих в штате Висконсин, скрестить с лягушками из Техаса, большинство зародышей не достигает нормального развития и выживают очень немногие.

Эмбрионы различных рас этого вида лягушки отличаются также по скорости развития. Так, например, эмбрионы вермонтских лягушек быстро развиваются при низких температурах, тогда как для эмбрионов лягушек Флориды требуется более высокая температура, а развитие их происходит гораздо медленнее. То, что эти различия являются различиями генетического характера, можно показать на скрещивании лягушек, обитающих в удаленных друг от друга районах. Эти популяции лягушек, обитающих в удаленных друг от друга районах, уже являются частично изолированными с генетической точки зрения. Раз эти популяции стали отличаться настолько, что полученные при их скрещивании эмбрионы не выживают, можно говорить об образовании двух новых видов. Мы знаем, что различия эти накапливались постепенно и что популяции лягушек, не сильно удаленных географически, дают более высокий процент плодовитого потомства.

Можно найти много примеров такой частичной генетической изоляции среди растений и животных. Такие популяции становятся все более отличными друг от друга и, по-видимому, со временем разовьются в новые подвиды и виды. В других случаях популяции, которые в течение долгого времени были разделены, вновь объединяются с исчезновением географических барьеров. В случае

человека различия между популяциями, которые долгое время были изолированы, в настоящее время становятся все меньше и меньше, поскольку исчезают географические, религиозные и другие барьеры.

● Человек вывел новые формы растений и животных. С древнейших времен он научился одомашнивать полезных животных и растения. Позднее путем отбора он создал новые породы для целей сельского хозяйства. Биологи считают, что возникновение новых форм в природе обусловлено действием тех же законов.

Если популяции становятся географически изолированными, мутации и отбор, направленный на приспособление организмов к определенным условиям существования, создают различия в генетических пулах этих популяций. С течением времени такие популяции становятся различными по репродуктивным способностям. Когда различия между членами двух популяций становятся настолько сильными, что они не способны к скрещиванию, говорят о появлении двух новых видов. Хотя эволюционные изменения, происходящие в течение длительного времени, трудно наблюдать, биологи могут их заметить благодаря отбору. Процессы, характерные для жизни на Земле в прошлом, продолжают идти и по сей день.

◆ Проверьте себя

1. Чем искусственный отбор отличается от естественного? 2. Что такое гибридная мощность? 3. Какие факторы могут изолировать популяцию и ее генетический пул? 4. На каком этапе эволюции два генетических пула можно считать принадлежащими к разным видам? 5. Что указывает на возможность смешения генетических пулов в случае исчезновения изолирующих факторов?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Новые типы «посланий», записанных в молекулах ДНК клетки, возникают случайно. Такие изменения в молекулах ДНК, называемые мутациями, происходят редко. Обычно ген мутирует всего один раз на сотню тысяч или более поколений клетки. Но поскольку клетка содержит очень большое количество генов, возможно, что каждая десятая клетка будет

нести мутацию какого-то одного из генов.

Низкая частота естественных мутаций генов может быть увеличена воздействием некоторых внешних агентов. Очень эффективным агентом, вызывающим мутации, является, например, излучение высоких энергий. Излучение, кроме того, может оказывать на клетки тела очень серьезное действие негенетического характера. С генетической точки зрения наиболее важными являются мутации, возникающие в репродуктивных клетках, поскольку возникшие в них изменения могут передаваться потомству.

При изучении популяций считают, что все гены, которые могут быть внесены членами этой популяции, составляют генетический пул следующего поколения. Из-за массы неопределенностей в выборе пар гены в процессе оплодотворения объединяются почти случайно. Как правило, соотношение различных аллелей постоянно из поколения в поколение.

Из-за действия ряда факторов генетические пулы популяций медленно изменяются. Новое генетическое разнообразие вносится мутациями. Действие отбора приводит к тому, что в определенных ус-

ловиях одни аллели, получив преимущество в отборе, становятся более многочисленными, чем другие. Индивидуумы могут присоединяться к популяции либо выходить из нее, изменяя тем самым частоту генов в популяции. Популяции становятся изолированными, понижая таким образом возможности генетических обменов с другими популяциями.

Благодаря медленному изменению генетических пулов популяций, которые частично или полностью изолированы, они становятся все более разными. Члены различных популяций выглядят и функционируют по-разному и становятся в сущности генетически различными. Со временем члены таких популяций становятся способными к скрещиванию только в пределах своей собственной популяции. Они становятся репродуктивно изолированными от других популяций. Таким образом возникают новые разновидности и в конце концов могут образоваться новые виды. Факторы, способствующие образованию новых видов, по существу те же, какими пользуется человек при выведении новых сортов растений и пород животных для сельскохозяйственных и других целей.



Разновидности человека разумного (Homo sapiens).

288

Человек как биологический вид

Человек, несомненно, представляет собой наиболее выдающийся продукт эволюции. В некотором смысле эволюция человека началась с тех пор, как на Земле появились первые признаки жизни. Однако организмы, которые можно рассматривать как человеческие существа, появились только сравнительно недавно. Если судить по древнейшим ископаемым остаткам, которые напоминают остатки человека, время его существования на Земле составляет менее одной тысячной всего времени существования жизни. Человек представляет собой вид, развитие которого привело к возникновению разумного существа, способного изучать окружающий его мир. Центром внимания окружающего мира стал сам человек. Он постепенно узнавал, как он устроен, как живет, как одно поколение сменяется другим и, наконец, каким путем шла его эволюция. В этой главе рассказывается о генетике и эволюции человека, о некоторых из многих признаков человека, которые были проверены с точки зрения их наследования. Из этой главы станет ясным, каким образом эти признаки можно изучать в популяциях, что известно о популяциях человека и о ранних периодах его эволюции. Настоящее и будущее человека зависит от того, насколько хорошо он понимает свою наследственность и эволюцию.

Возникновение современного человека

18—1. Изучение эволюции человека. Когда Дарвин предложил свою теорию естественного отбора, которая, по его мнению, должна была объяснить эволюцию, сразу возник вопрос, можно ли эту теорию применить к эволюции человека. Сам Дарвин писал в «Происхождении видов», что из войны с природой, из голода и смерти непосредственно вытекает самый высокий результат, какой ум в состоянии себе представить, — образование высших животных.

В своей последней книге «Происхождение человека», которая была опубликована в 1871 г., Дарвин пытался разрешить некоторые из загадок о предках человека. В этой книге он детально обосновывает свои рассуждения о том, что человек явился результатом некоторых событий, которые привели к развитию низших форм жизни. Дарвину приходилось работать с довольно скудным количеством данных по сравнению с теми, которыми располагают ученые в настоящее время.

Изучение происхождения человека основано на двух важнейших видах данных. Во-первых, это данные о людях, населяющих Землю в настоящее время, и их различиях. Изучение современных людей необходимо для того, чтобы понять, насколько и строение и жизнедеятельность сходны с животными. Ученые пользуются всеми известными методами, чтобы проследить те же связи биологического родства, что и у других животных.

Во-вторых, эти данные, которые связаны с изучением ископаемых остатков человека и его предшественников. Во времена Дарвина остатки человека еще не были обнаружены. С тех пор велись активные поиски, и в результате найдено большое количество ископаемых остатков древнейших людей и остатков существ, очень похожих на современного человека. Сопоставляя различные данные, в настоящее время можно сделать некоторые предварительные выводы об истории первобытного человека и его предках.

18—2. Поиски ископаемых остатков человека. В главе 2 говорилось о том, что остатки животных в определенных условиях могут после смерти превращаться в окаменелости. Если остатки животного

окажутся под слоем ила, песка или других материалов прежде, чем они станут добычей хищников или будут разрушены гниением, в некоторых случаях воды, несущие минеральные соли, будут медленно просачиваться сквозь эти остатки. Минеральные вещества постепенно будут замещать твердые части трупа, и образуется окаменелость. Так сохраняются кости многих древних позвоночных.

Впервые окаменелые остатки человека были обнаружены в 1889 г. на острове Ява в Индонезии. Е. Дюбуа при раскопках обнаружил кусочек челюстной кости, несколько зубов и часть черепа, в котором когда-то находился мозг, слишком большой, чтобы быть мозгом человекообразной обезьяны, но слишком маленький, чтобы принадлежать любому из известных людей. На следующий год ученый нашел бедренную кость, достаточно прямую, чтобы можно было предположить, что она когда-то принадлежала прямоходящему примату.

Открытие «человека с острова Ява» возродило старые споры о «недостающем звене». Некоторые биологи еще раньше предполагали, что между человеком и человекообразными обезьянами должна существовать какая-то промежуточная форма. Открытие такой формы разрешило бы вопрос об эволюции человека. Но спор был основан на знаниях о человекообразных обезьянах, живущих на Земле в настоящее время. Здесь сказалось непонимание основных предпосылок эволюционной теории. В «Происхождении человека» Дарвин подробно остановился на том, что развитие человека и человекообразных обезьян шло разными путями, раздельно, от одной и той же древней группы.

Окаменелые остатки древних приматов в большей или меньшей степени напоминали остатки человека. Одни из них имели признаки, по которым их можно было довольно уверенно приписать человекоподобным, другие — обезьяноподобным существам. Судя по строению скелета, эти существа становились все больше похожими на современного человека.

В 1959 г. супруги Лики обнаружили в Африке, на территории современной Танзании, прекрасно сохранившийся череп. Череп был найден вместе с другими остатками скелета в ущелье на глубине 100 м. Ископаемый человек, которому

принадлежал череп, получил название *Zinjanthropus*. Вместе с остатками скелета был найден примитивный топор, свидетельствующий о том, что *Zinjanthropus* изготавливал орудия и пользовался ими. Определения возраста ископаемых остатков показали, что этот человек мог жить 1 750 000 лет назад, т. е. что эти остатки намного старше всех остальных, открытых раньше (цветн. табл. 22).

18—3. Определение возраста ископаемых остатков человека. Измерение возраста черепа *Zinjanthropus* — один из примеров сотрудничества физики и биологии. По мере накопления знаний о различных формах (изотопах) природных элементов были разработаны методы, позволяющие измерять скорости превращения одних элементов в другие. Основной принцип, лежащий в основе таких измерений, довольно прост. Например, уран превращается в свинец с определенной скоростью. Измеряя относительные количества урана и свинца в горной породе, можно установить, сколько времени уран находился в этой породе. Такие же методы применяют к другим изотопам.

Возраст черепа *Zinjanthropus* был определен по отношению количества атомов калия к атомам аргона в окружавшем череп вулканическом пепле. Предположили, что этот пепел имеет возраст, с точностью до нескольких лет равный возрасту черепа.

18—4. Реконструкция эволюции человека. Всех нас интересует вид, к которому мы принадлежим, и зарождение этого вида. Приложимы ли принципы, объясняющие происхождение и эволюцию видов животных, к объяснению происхождения и эволюции человека? Биологи убеждены, что человек как вид произошел от других (нечеловеческих) форм жизни и что человеческие расы достигли современного уровня развития в основном теми же путями, какими шла эволюция всех видов животных. Однако существуют исключения, которые сыграли значительную роль в ходе эволюции человека.

Строение человеческого тела, функционирование его органов в сравнении с другими формами жизни говорят о том, что между человеком и животными существуют родственные отношения. Изучая, например, анатомию человека, биологи пришли к заключению, что строение его очень сходно со строением современ-

ных человекообразных обезьян: горилл, гиббонов, орангутангов и шимпанзе. По пропорциям тела и волосяному покрову человекообразные обезьяны значительно отличаются от человека, но внутренние органы, кости, мышцы и мозг сходны с человеческими. Со времен Линнея в естественной системе зоологи относят человека к приматам.

Не свидетельствует ли большое сходство человека с современными человекообразными обезьянами о том, что человек произошел от обезьяны? Нет, это так же невозможно, как невозможно утверждать, что вы произошли от дальнего родственника, живущего одновременно с вами. Но если бы вы проследили родословные вашу и вашего родственника, то линии встретились бы на каком-то общем предке, ну, скажем, на каком-то пра-пра-пра-пра-пра-прародителе.

290 Таким же образом биологи пытались проследить предков человека и человекообразных обезьян. Но эти предки оказались не похожими ни на современного человека, ни на современных человекообразных обезьян. Эти общие предки жили миллионы лет назад, а эволюционные пути их потомков разошлись.

Исследование ископаемых остатков человека продолжается. Каждую из вновь обнаруженных форм сравнивают с теми, которые были найдены ранее. Если дальнейшие поиски окажутся плодотворными, можно надеяться, что со временем будет создана довольно полная картина всех стадий, через которые прошел человек, прежде чем достиг современного высокого уровня развития.

На цветной таблице 22 показаны некоторые из обнаруженных до настоящего времени ископаемых остатков людей и черепа, на которых основаны взаимоотношения между ними.

Считают, что примерно 50 000—75 000 лет назад популяции человека, хотя и малочисленные, состояли из индивидумов, биологически очень похожих на современных людей. Если бы они были одеты по-современному, их, вероятно, нельзя было бы отличить от современного человека. По умственным способностям эти люди также были, вероятно, близки нашим современникам.

В Европе первобытные люди жили в пещерах. На стенах пещер остались рисунки лошадей, мамонтов и быков, кото-

рые, возможно, были сделаны этими первобытными людьми, когда они скрывались там от непогоды (цветн. табл. 23). Эти рисунки говорят о том, что первобытные люди были искусными рисовальщиками и уделяли большое внимание деталям. Первобытные люди хоронили мертвых в могилах, куда помещали копья, луки и стрелы, посуду и другие предметы, по их представлениям, необходимые мертвому в загробной жизни.

С этого времени развитие цивилизации пошло быстро. Человек научился одомашнивать животных и возделывать различные полезные растения для своих нужд. Постепенно от кочевой жизни и примитивно-потребительского существования он перешел к более оседлому образу жизни. Развилась разговорная речь и письменность. Человек научился использовать многие из окружающих его материалов, проектировать и строить жилища, организовал трудовые общины, в которых люди специализировались на разных работах. Вожаки становились правителями. Столкновения интересов приводили к войнам. Так со временем развивалось государство.

Во времена древней цивилизации шумеров, расцветшей около 6000 лет назад, были заложены многие из основ современного общества. Появились исторические записи.

● Биологи считают, что человек как биологический вид развивался из других (нечеловеческих) форм жизни. Свои заключения они основывают на изучении ископаемых остатков приматов и на сравнении анатомии и физиологии человека с приматами, живущими в настоящее время. Остатки древнейшего человека были обнаружены в Африке. Возраст этих ископаемых остатков, определенный методом радиоактивных изотопов, составляет 1 750 000 лет. Небольшие популяции людей, живших 50 000 — 75 000 лет назад, биологически были очень похожими на современных людей. Об уровне их интеллекта можно судить по рисункам на стенах древних пещер и по разнообразным орудиям труда. Великие империи и цивилизации начали развиваться около 6000 лет назад. Примерно с тех пор человек начал вести исторические записи.

◆ Проверьте себя

1. Какие два вида данных подтверждают, что человек произошел от других форм жизни? 2. В чем ошибочна попытка объяснить родственные отношения между человеком и человекообразными обезьянами через «недостающее звено»? 3. В чем состоит один из методов определения возраста ископаемых остатков? 4. Какой возраст имеют древнейшие из обнаруженных остатков человека? 5. Как давно существует современный человек?

Гены человека

18—5. Какие из признаков человека контролируются генами? В предыдущих главах говорилось о признаках человека, которые находятся под контролем генов.

Биологи применили к человеку те же критерии наследования признаков, которые они применяют к наследованию признаков у животных и растений. Мендель открыл основы наследственности, проследив передачу у растений признаков от родителей к потомству в течение нескольких поколений. Генетики применяют к человеку примерно такие же принципы. Если дети по определенным признакам похожи на родителей, есть основания предполагать, что эти признаки наследуются (рис. 18—1). Системы наследования были разработаны в результате изучения большого количества семей.

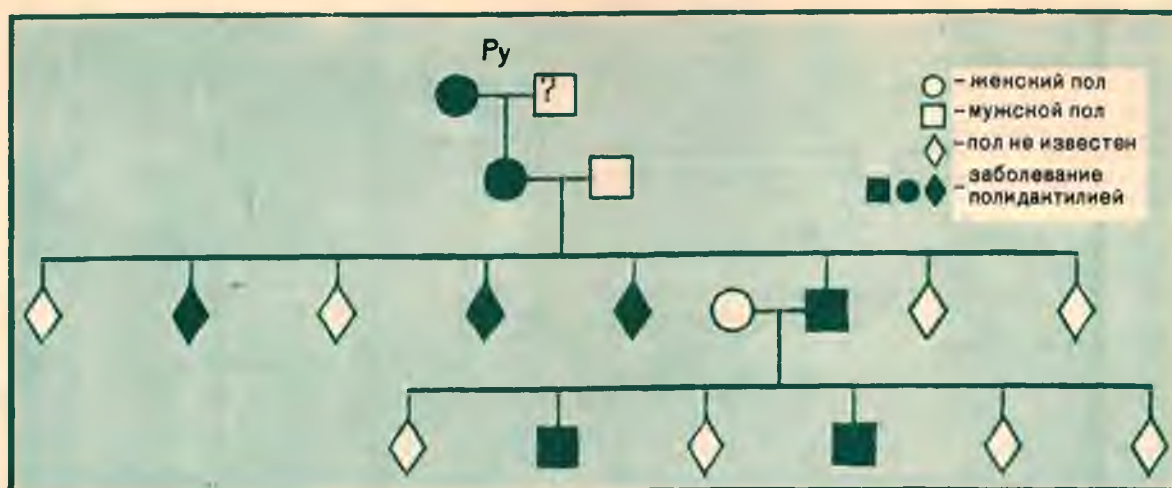
Когда ученые пытались определить, какие из признаков у человека контролируются генетически, оказалось, что к ним относятся почти все стороны жизнедеятельности человека. Внешний вид человека (его глаза, уши, нос, подбородок, волосы, рост и т. д.), его умственные способности, восприимчивость к определенным болезням, способность клеток его тела осуществлять определенные биохимические процессы — все это, по-видимому, находится под контролем генов. Одни гены обнаруживают свое действие на ранних стадиях развития организма, другие дают о себе знать, когда ребенок вырастает и превращается в юношу, третьи не проявляются до тех пор, пока индивидум благополучно не достигнет среднего возраста. Можно заключить, что каждый признак человеческого организма, его строение, его функции, каждая из сторон жизнедеятельности любого из индивидуумов находятся под влиянием генов через те реакции в клетках, которые контролируют эти гены.

18—6. Гены, влияющие на внешний вид человека. Наиболее интересными для нас являются, вероятно, те генетические признаки, от которых зависит внешний вид человека. Одним из первых серьезно изучавшихся признаков у человека было необычное состояние кистей рук и ступней ног. Выдающийся ученый XVIII столетия Пьер де Мопертюи тщательно изучал семью с признаком полидактилии — с лишними пальцами на руках и ногах (рис. 18—1). Этот признак, подобно большинству других передающихся по наследству аномалий рук и ног, определяется наличием доминантной аллели. В других случаях пальцы могут быть сросшимися, частично или полностью отсутствовать, быть короче или длиннее, чем у нормального индивидуума. Вообще в человеческом скелете встречается целый ряд аномалий, которые наследуются.

Существует много характерных особенностей глаз, которые имеют генетическую основу. Наиболее замечательный из них — цвет радужной оболочки. Аллель, определяющая голубой цвет глаз или почти полное отсутствие пигмента, по-видимому, является рецессивной по отношению к аллелям карих, серых, светло-карих и черных глаз. Однако до сих пор не вполне ясно, каким именно образом определяется цвет глаз. Существуют также дефекты глаз, включая некоторые виды слепоты, имеющие генетическую основу.

Цвет волос, их форма являются еще одним примером признаков, которые передаются по наследству. Аллели светлых волос рецессивны по отношению к аллелям, определяющим более темные пигменты волос. Рыжие волосы также, по-видимому, являются рецессивным признаком. Некоторые из оттенков волос бывают обусловлены несколькими слоями пигмента в волосах индивидуума. В этих случаях система наследования также не вполне понятна. Волосы могут быть совершенно прямыми, слегка волнистыми или круто завитыми. Курчавые волосы являются доминантными по отношению к прямым.

Потеря волос как у мужчин, так и у женщин может быть вызвана наследственными факторами, а иногда наследственными заболеваниями. Существуют различные виды наследственного облысения, причем аллели, определяющие плешивость, более эффективны у мужчин,



18—1. Полидактилия в семье Ры. Эта родословная неполна, поскольку составлена по памяти и даже до слухам. Ромбики означают, что пол индивидуума не сохранился в памяти.

чем у женщин. Этот факт свидетельствует о том, что на проявление соответствующих генов могут оказывать влияние половые гормоны.

18—7. Гены, влияющие на умственные способности человека. Передаются ли умственные способности по наследству? Насколько вероятно, что умные родители будут иметь умных детей? Эти проблемы давно интересуют тех, кто изучает биологию человека.

Понятие одаренности нелегко определить, и еще труднее измерить одаренность. Наиболее общий тип испытания на одаренность состоит в определении «показателя умственного развития» (I. Q.). Предполагается, что способности человека можно определить по тому, каким образом он отвечает на определенные виды вопросов. Эти вопросы ставятся таким образом, чтобы можно было оценить способность человека представлять себе предметы в трех измерениях, способность запоминать, решать задачи. Из многочисленных определений I. Q., проведенных на близнецах, можно заключить, что умственные способности очень сильно зависят от наследственных факторов. Идентичные (однояйцевые) близнецы почти всегда имеют более близкие значения I. Q. по сравнению с двояйцевыми близнецами.

Однако важную роль в развитии умственных способностей играет также среда. Уровень умственных способностей индивидуума в конечном счете опреде-

ляется взаимодействием наследственности и среды. Таким образом, умственные способности, как и все остальные, имеют наследственную основу. Они раскрываются полностью только при наличии соответствующего окружения.

По всей вероятности, формирование умственных способностей зависит от многих генов. Исходя из того, что мы знаем о других признаках, определяемых многими генами, это должно означать, что умные родители скорее будут иметь умных детей, чем неумные. Но это также означает и то, что по умственным способностям дети могут в сильной степени отличаться от своих родителей. Уровень современных знаний о передаче по наследству умственных способностей и о различных факторах, влияющих на их развитие, не дает возможности делать достаточно обоснованные предсказания на этот счет.

К сожалению, некоторые индивидуумы не способны обучаться быстро, а другие вообще не способны к обучению. Существуют индивидуумы, уровень умственных способностей у которых настолько низок, что они не способны содержать себя. Такое состояние иногда называют слабоумием.

Существует много причин, вызывающих состояние, называемое слабоумием. Если нормальный уровень умственных способностей зависит от нормального функционирования многих генов, то нарушение функционирования любого из

этих генов может привести к ухудшению умственной деятельности. В то время как некоторые из таких состояний предопределены наследственно, другие могут быть вызваны нарушениями в период эмбрионального развития, а вовсе не генами. Особые типы слабоумия, такие, как синдром Дауна (см. главу 15), связаны, как уже говорилось, с наличием одной лишней хромосомы. Другой хорошо известный вид слабоумия вызывается мутацией одного из генов, которая приводит к потере способности к окислению некоторых аминокислот в нормальном обмене веществ. Эти аминокислоты в дальнейшем выводятся из организма.

18—8. Гены, влияющие на здоровье человека. Многие стороны состояния здоровья человека зависят от определенных наследственных факторов. Такие характеристики, как рост и вес, значительно зависят от диеты и других факторов окружающей среды. Действительно, за последние 50 лет наблюдается увеличение роста человека во многих странах в связи с улучшением питания. С другой стороны, крайние отклонения в росте, такие, как карликовость и гигантизм (рис. 18—2), обычно вызываются действием гормонов гипофиза, которые, может быть, и находятся под генетическим контролем.

Ряд болезней, по-видимому, являются наследственными. Например, неспособность организма к нормальному использованию сахара приводит к развитию диабета. Существует определенная наследственная предрасположенность к диабету, которая зависит от рецессивного гена. Но возникновение и тяжесть заболевания диабетом у предрасположенного человека в сильной степени зависят от такого фактора, как количество сахара, вводимого в организм.

Для низших животных совершенно точно установлено, что определенные типы рака могут иметь наследственную базу. Биологи в настоящее время пытаются установить, в какой степени возникновение аномальных типов роста тканей у человека связано с наследственными факторами.

Человеческие существа по ряду причин являются далеко не идеальными объектами для проведения генетических исследований. Длительность жизни одного поколения, трудности точного из-

мерения многих характеристик, невозможность пользоваться запланированными скрещиваниями и относительно малое число потомства в семье представляют собой большие трудности для генетика. В большинстве случаев биолог, изучающий генетику человека, вынужден работать с теми данными, которые ему удастся найти. Несмотря на эти трудности, в последние годы были достигнуты значительные успехи в понимании наследственности человека.

● *Изучение наследственности человека основано на изучении сходства между родителями и детьми. Почти все стороны жизни человеческого индивидуума — внешний вид, уровень умственных способностей, предрасположенность к некоторым заболеваниям — зависят, по-видимому, от наследственных факторов. Некоторые из признаков определяются одной парой аллелей, другие находятся под влиянием многих различных аллелей.*

Уровень умственных способностей трудно точно определить, он находится под влиянием многих факторов; наследственная составляющая контролируется, по-видимому, большим числом генов. Здоровье человека во многом зависит от влияния окружающей среды и, кроме того, от проявления наследственной предрасположенности к ряду болезней.

293

◆ Проверьте себя

1. Какой наследственный признак был одним из первых, изучавшихся у человека? 2. Что является доказательством роли наследственности в передаче умственных способностей? 3. Что означает «наследственная предрасположенность» к болезни? 4. Перечислите 12 признаков у человека, которые имеют определенную наследственную основу. 5. Какую роль играет окружающая среда в развитии умственных способностей?

Генетика популяций человека

18—9. Определение популяции. Работа, выполненная первыми генетиками, и работы современных генетиков по наследственным признакам проводятся на отдельных семьях. Генетики наблюдают признаки, существующие у родителей, и распределение этих признаков в первом и последующих поколениях их потомства. Изучая такого рода информацию, они

могут узнать о «типах наследования». Используя основные принципы, разработанные Менделем, генетики обычно могут понять способ наследования данного признака. Ситуация усложняется, когда признак контролируется более чем одной аллелью.

Существуют и другие проблемы, интересующие генетиков при изучении наследственности человека. Предыдущая глава познакомила нас с изучением генетики популяций и со значением этого изучения для понимания эволюции. Генетика человеческих популяций изучает частоту появления в популяции определенных генов.

Перед популяционной генетикой стоят трудные задачи. Казалось совершенно невозможным получить ответы, например, на такие вопросы: какая часть популяции имеет кровь группы О при положительном резус-факторе или много ли в популяции «вредных» генов?

Из-за сложности человеческих популяций генетикам приходится иногда делать предположения, поскольку они не могут знать всего необходимого о популяции, чтобы прийти к правильным заключениям. Поэтому генетики пользуются упрощенной моделью изучаемой популяции.

Модель человеческой популяции, созданная генетиками, является сверхупрощенной. По мере того как исследователи все больше и больше узнают о популяциях, они могут уточнять эту модель.

Генетики умышленно делают модель популяции простой и умышленно игнорируют все сложности популяций. Такой подход кажется на первый взгляд бесплодным — разрешать проблемы для популяций, которые упрощены, идеализированы и вообще не существуют. Однако в действительности упрощенная модель в большинстве случаев обеспечивает хорошее приближение к существующим популяциям.

Назовем допущения, которые делают в отношении человеческих популяций: 1) Полагают, что популяция очень велика. 2) Допускают, что все члены популяции вступают в брак и дают потомство. 3) Допускают, что в результате всех браков, независимо от генотипа родителей, получится одинаковое количество потомков. 4) Предполагают, что выбор пар происходит произвольно, наугад.

Четвертое предположение означает, что в большой популяции личность не выбирает пару по какому-то из генетических признаков. Например, в среднем частота браков между блондинами и

294

18—2. Гены влияют на размеры скелета и общую массу тела, а показанные на фотографии крайности вызваны действием гормонов.



18—3. Свертывание языка.



брюнетами будет зависеть от соотношения между блондинами и брюнетами в популяции, а не от каких-то других факторов. Теперь давайте посмотрим на примере, каким образом эти предположения дают возможность изучать частоту какого-то определенного гена в действительно существующей популяции.

18—10. Выбор популяции. Генетика, изучающего популяцию, интересует, какие гены содержатся в популяции и как часто они встречаются. Работу он начинает с выбора определенной аллели. Прежде всего он устанавливает популяцию, которую собирается исследовать. Возможности выбора бесконечны: генетик мог бы работать, например, с популяцией всех Соединенных Штатов или крошечного государства Монако; его может интересовать популяция какого-то одного города, например Сан-Франциско, или даже части города, например китайское население того же Сан-Франциско.

Генетик, изучающий популяцию, сталкивается с двумя основными трудностями. Во-первых, едва ли возможно обследовать каждого индивидуума в выбранной популяции, даже если популяция немногочисленна. Во-вторых, совершенно невозможно определить наличие рецессивных аллелей у гетерозиготных индивидуумов. Человек, носящий рецессивный ген, будет выглядеть так же, как тот, у которого этот ген отсутствует. Методов, с помощью которых можно было бы быстро и легко определить, например, наличие у кареглазого человека гена голубых глаз, не существует.

Первую проблему генетик решает, выбирая для исследования только часть популяции.

Для разрешения второй генетик пользуется несложными математическими соотношениями, основанными на упрощенной модели популяции.

На гипотетическом примере попробуем показать, как генетик выделяет часть популяции для изучения частоты одного из генов, определяющего какой-то наследственный признак. Прежде всего он по возможности произвольно выбирает достаточно большую часть популяции. Выбранная часть популяции должна быть достаточно представительной: при выборе необходимо избегать каких-либо специальных групп, иначе результаты получатся искаженными.

Когда генетик удостоверился в том, что выбранная им часть популяции достаточно представительна, он подсчитывает число ее индивидуумов, которые обладают интересующим его признаком. Произведя такой подсчет, он может определить частоту гена в данной части популяции. Предположим, генетика интересует, сколько людей в Балтиморе имеют генетический признак, состоящий в способности свертывать язык, как показано на рисунке 18—3.

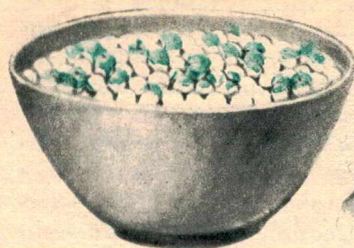
18—11. Определение частоты гена в популяции. Исходя из того, каким образом передается этот признак потомкам от родителей, генетик уже знает, что люди, способные свертывать язык, являются носителями доминантной аллели R , а те, кто не обладает этой способностью, являются гомозиготными по рецессивной аллели rr . Предположим, через несколько недель, которые уйдут на опрос выбранной части населения Балтимора, генетик и его сотрудники обнаружат, что ими опрошено 5000 человек, т. е. каждый двухсотый житель города.

Предположим, что после всех подсчетов обнаружено, что из 5000 опрошенных человек 3200 могут свертывать язык, а 1800 не могут. Люди, способные свертывать язык, составляют 64%. Но какая часть этих людей гомозиготна по этому признаку (RR) и какая гетерозиготна (Rr), как меняется это соотношение от одной генерации к другой? Такие вопросы интересуют генетика, изучающего популяцию. 295

18—12. Вычисление частоты гена. Каким образом можно вычислить частоту аллели, определяющую способность жителей Балтимора свертывать язык? В данном случае, как и в большинстве таких случаев, мы имеем дело только с двумя аллелями одного гена. Доминантная аллель R позволяет человеку свертывать язык, рецессивная аллель r не позволяет.

Так как мы не знаем, какую часть аллелей в популяции составляют R , обозначим эту часть как p . p может составлять 10,50 или 96% или может равняться долям единицы: 0,10, 0,50 или 0,96. Содержание аллелей r обозначим как q .

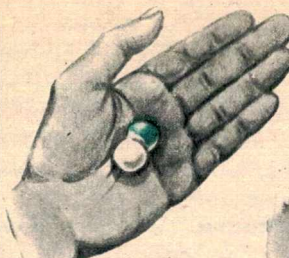
Если мы сложим все R - и r -аллели, мы должны получить 100% (или просто 1). $p + q = 100\%$, или 1. Значит, частота аллелей R (p) плюс частота аллелей r (q) составляет 100%, или 1.



СОСУД СОДЕРЖИТ
1000 ШАРИКОВ
(400 СИНИХ И 600 БЕЛЫХ)



вероятность вытащить
одновременно оба синих
шарика составляет
16 из 100



вероятность для
синего и белого
составляет
48 из 100



вероятность для двух
белых составляет
36 из 100

18—4. Сосуд, содержащий голубые и белые шарики, иллюстрирует возможности комбинаций определенных аллелей.

Рассмотрим несколько примеров.

p	q	$p+q$
0,10	0,90	1,00
0,16	0,84	1,00
0,50	0,50	1,00
0,75	0,25	1,00
0,99	0,01	1,00

Если $p + q = 1$, тогда $p = 1 - q$, а $q = 1 - p$. Теперь проблема кажется значительно проще: нам нужно только найти частоту одной аллели, и мы автоматически узнаем частоту другой.

Чтобы определить частоту одной аллели, вернемся к понятию генетического пула, о котором говорилось в предыдущей главе. Поскольку нам неизвестны причины, по которым эти аллели должны были бы распределяться в данной популяции между представителями разных полов, мы предположим, что их частота одинакова для обоих полов.

В генетическом пуле данной популяции p спермиев будут нести аллель R и q спермиев будут нести аллель r . Точно так же среди женских половых клеток p будут нести аллель R , q — аллель r .

Суммируем эти соотношения:

	Частота R	Частота r
В яйцеклетках	p	q
В спермиях	p	q

Мы можем представить значения этих p и q как вероятности (см. главу 15). Если гаметы из генетического пула выбираются наугад, вероятность получения аллели R составит p . Таким образом, если 0,10 (или 10%) всех аллелей составляют R , тогда вероятность выбора аллели R составит 0,10.

Теперь попытаемся ответить на вопрос: каким будет соотношение комбинаций RR , Rr и rr в следующем поколении? Мы легко сможем это вычислить, воспользовавшись тем же правилом вероятности: вероятность того, что какие-то два события произойдут одновременно, равна произведению их вероятностей.

В этом случае вероятность оплодотворения какого-то яйца определенным спермием зависит только от частоты данного вида спермиев и данного вида яиц в популяции. Аллель, которую несет спермий, является совершенно независимой от той аллели, которую несет яйцо.

Теперь попробуем поставить вопросы и посмотрим, насколько легко ответить на них.

Вопрос. Какую часть в следующем поколении составит комбинация аллелей RR ?

Ответ. Индивидуумы с комбинацией RR могут образоваться только в том случае, если яйца с аллелью R (вероятность = p) будут оплодотворены спермием, несущим аллель R (вероятность = p). Произведение этих вероятностей составляет $p \times p = p^2$.

Вопрос. Какую часть в следующем поколении составят индивидуумы с комбинацией rr ?

Ответ. Индивидуумы с комбинацией rr могут получиться только в результате оплодотворения яиц, несущих r (вероятность = q), спермиями r (вероятность = q). Произведение этих вероятностей составляет

$$q \times q = q^2.$$

Вопрос. Какую часть в следующем поколении составят индивидуумы с комбинацией Rr ?

Ответ. Здесь следует быть осторожными. Индивидуумы с комбинацией Rr могут образоваться в двух случаях: при оплодотворении яиц R спермиями r и при оплодотворении яиц r спермиями R . Каждое из этих событий имеет вероятность $p \times q$. Так как это событие может произойти двумя путями, вероятность его в два раза больше: $2pq$. Поэтому следующее поколение будет иметь $2pq$ индивидуумов с генотипом Rr .

18—13. Закон Харди — Вейнберга. Если сложить полученные результаты вопросов и ответов, можно видеть, что следующее поколение будет состоять из:

- p^2 потомства с генотипом RR ;
- $2pq$ потомства с генотипом Rr ;
- q^2 потомства с генотипом rr .

Сложив это, увидим, что получается:

$$RR \quad Rr \quad rr$$

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где 1 (или 100%) — сумма всех индивидуумов популяции.

Этот закон популяционной генетики был впервые открыт в 1908 г. английским математиком Харди и немецким врачом Вейнбергом. Математическое выражение, приведенное выше, суммирует результаты, полученные в одном поколении при условии случайности встреч. Однако Харди и Вейнберг полагали, что частоты различных видов зигот остаются постоянными из поколения в поколение. Это было бы действительно так, если бы не было нарушающих влияний, таких, как мутации, отбор или дрейф генов в популяцию и из популяции путем миграции.

Биологи назвали это применение математики к изучению популяций законом Харди — Вейнберга. С его помощью можно выяснить, например, насколько часто у населения Балтиморы встречается ген, определяющий свертывание языка.

Если в большой популяции, в которой происходят произвольные скрещивания, p представляет частоту доминантной аллели R , а q — частоту рецессивной аллели r данного гена и при этом не наблюдается нарушающих влияний мутации, отбора и дрейфа генов и др., тогда после скрещивания во всех последующих поколениях будут наблюдаться следующие частоты генотипов зигот:

генотип	частота
RR	p^2
Rr	$2pq$
rr	q^2

Другой способ выражения того, что частоты различных генотипов остаются постоянными из поколения в поколение, состоит в утверждении, что популяция находится в генетическом равновесии.

Откуда известно, что частоты зигот остаются постоянными? Это можно доказать с помощью простейших алгебраических расчетов. Закон Харди — Вейнберга утверждает, что все возможные индивидуумы учитываются выражением

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1.$$

Это уравнение является разложением бинома $(p + q)^2$. Когда учитываются только две аллели одного из генов, относительные частоты, с которыми они могут быть привнесены самцами в следующее поколение, определяются выражением $(p + q)$. Точно так же частоты, привнесенные самками, определяются суммой $(p + q)$. Частоты тех видов зигот, которые образовались в результате произвольного слияния этих видов гамет, получаются при перемножении этих выражений, т. е. в данном случае при возведении $(p + q)$ в квадрат:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2.$$

Теперь давайте рассчитаем частоты генов в генетическом пуле следующего поколения. Аллели R поступят от индивидуумов RR и Rr . Все гаметы индивидуумов RR будут содержать аллель R . Учитывая, что это рассуждение справедливо также и для аллели r , мы можем суммировать частоты этих генов (табл. 18—1):

Таблица 18—1.

Частоты RR -, Rr - и rr -зигот в модельной популяции

Генотип зигот Соотношение зигот	RR p^2	Rr $2pq$	rr q^2
Частота аллелей R Частота аллелей r	p^2 —	pq pq	— q^2

Все аллели учтены. Теперь видно, что частота аллелей R в следующем поколении составит $p^2 + pq$.

Так как $p + q = 1$, то $q = 1 - p$.

Сделав простую подстановку для q , видим, что

$$p^2 + pq = p^2 + p(1 - p)$$

$$\text{и } p^2 + p(1 - p) = p^2 + p - p^2 = p,$$

т. е. частота аллелей R в новом поколении составляет p , так же как это было в первой генерации. В каком бы поколении мы ни вздумали подсчитать ее, частота аллели R будет равна p , т. е. популяция находится в равновесии относительно данной аллели.

Аналогичный расчет покажет, что частота аллелей r остается постоянной из поколения в поколение. Вы должны провести расчет для аллелей r и показать, что частота этой аллели будет всегда равна q .

18—14. Применение закона Харди—Вейнберга. Теперь попробуем использовать закон Харди—Вейнберга для решения проблемы частоты аллели, определяющей способность свертывать язык у жителей Балтимора. Предположим, что популяция Балтимора очень близка к модельной популяции.

Все, что нам нужно знать, это процент какого-то определенного вида зигот в популяции. На стр. 297 говорилось о том, что 64% опрошенных людей могли свертывать язык, а 36% — не могли, т. е. 64% людей должны быть носителями RR - или Rr -зигот, а 36% являются носителями rr -зигот, поскольку аллель, определяющая способность свертывать язык, является доминантной.

Этого количества информации нам вполне достаточно. Из таблицы 18—1 мы видим, что частота зигот rr в популяции

составляет q^2 . Если нам известно значение q^2 , которое в данном случае нам действительно известно, мы можем найти значение q . А значение q есть не что иное, как частота аллели r в данной популяции.

В нашем случае q^2 — частота людей, неспособных свертывать язык, составляет 0,36. Отсюда, извлекая квадратный корень из 0,36, находим q :

$$q^2 = 0,36; \quad q = 0,60.$$

(Проверьте себя: возведите 0,60 в квадрат и убедитесь, что это так. Обратите внимание на место запятой!) Другими словами, 0,60 (или 60%) аллелей в популяции Балтимора, определяющих признак свертывания языка, являются рецессивными. Частота составляет 0,60.

Какова же частота аллели R ? Так как $p + q = 1$, то 0,40 (или 40%) аллелей в генетическом пуле являются доминантными для этого признака: $p = 0,40$.

Вопрос. Какое количество индивидов являются гомозиготными по доминантному (RR) признаку свертывания языка?

Ответ. $p^2 = (0,40)^2 = 0,16 = 16\%$.

Вопрос. Сколько индивидов являются гетерозиготными (Rr) по этому признаку?

Ответ. $2pq = 2(0,40) \cdot (0,60) = 0,48 = 48\%$.

Проведем окончательную проверку, чтобы посмотреть, говорят ли эти расчеты о распределении фенотипов в данной популяции:

способные свертывать язык	неспособные свертывать язык
$RR + Rr$	rr
$p^2 + 2pq$	q^2
$0,16 + 0,48$	$0,36$
64 %	36 %

Эти цифры представляют собой частоты, которые и были получены при исходной выборке популяции.

● Изучение частоты генов составляет основу популяционной генетики. Популяцией может быть любая группа индивидов. Начав с выбора популяции, генетик в дальнейшем исходит из предположения, что относительно признака, выбранного им для изучения,

скрещивание внутри популяции происходит произвольно. Если он может определить, какую часть популяции составляет какой-то один генотип, он может рассчитать частоты аллелей, определяющих данный признак.

Расчеты популяционной генетики основаны на суммарных результатах произвольного скрещивания в пределах гипотетической популяции. Этот итог, выражаемый законом Харди—Вейнберга, утверждает, что если аллели R и r присутствуют в популяции с частотами p и q , тогда число доминантных фенотипов (RR) будет равно p^2 , число гетерозиготных фенотипов (Rr) будет $2pq$, а число рецессивных фенотипов (rr) составит q^2 . Если определена одна неизвестная величина, другие могут быть рассчитаны.

◆ Проверьте себя

1. Что такое популяция? Приведите пример. 2. Что такое выборка из популяции? Чем она отличается от популяции? 3. Что такое генетический пул? Приведите пример. 4. Чем отличается модель популяции от настоящей популяции? 5. Каковы некоторые из характеристик представительной выборки из популяции?

Изменения в человеческих популяциях

18—15. Разнообразие человечества. Живущие на Земле люди очень разнообразны. Специфические физические и культурные характеристики каждой группы людей определяют ученые-антропологи.

В прошлом антропологи объединяли ряд сходных популяций под названием «расы». Различные расы описывали по внешним признакам, таким, как форма волос, ширина носа, цвет кожи. Таким способом в огромном разнообразии людей различали основные группы: кавказская (волнистые волосы, узкий нос, белая кожа), негроидная (курчавые волосы, широкий нос, черная кожа), монголоидная (прямые волосы, нос средней ширины, желто-коричневая кожа) и австралоидная (круто завитые волосы, нос средней ширины, «коричневая» кожа) (рис. 18—5).

Однако эта классификация основана на весьма поверхностных характеристиках. Если отбросить волосы, кожу и нос,

было бы крайне трудно отличить одну разновидность человека от другой.

В те времена, когда генетика человека была еще слабо развита, антропологи пользовались различными методами для определения физических характеристик человека. Один из методов состоял в измерении длины и ширины головы у представителей различных популяций. Антропологи, в общем, могли сказать, что одни группы людей имеют более удлинённые головы, чем другие. Но трудности этого метода состояли в том, что, по-видимому, во всех группах есть исключения из этого правила.

Около 1900 г. были открыты группы крови А—В—О. Это открытие очень заинтересовало антропологов. Эти группы крови определяются генетически и распространены среди всех человеческих существ. Однако прошло почти 20 лет, прежде чем биологи поняли, что частоты распределения групп крови А, В, АВ и О являются разными для разных популяций. Тогда антропологи ухватились за идею изучения человеческих популяций по признаку распределения групп крови. Эти исследования дали ценные результаты, которые помогли ученым понять взаимоотношения между человеческими популяциями.

18—16. Частоты генов групп крови в человеческих популяциях. С открытием групп крови, резус-фактора и других признаков, которые наследственно predetermined, началась новая эра в изучении популяций. Были собраны и изучены на принадлежность к какой-то из групп крови образцы от всех популяций, населяющих Землю. Огромное количество данных, полученных в результате таких исследований, сделало признак группы крови человека наиболее известным по сравнению с другими признаками.

Много популяций было изучено по признаку групп крови. Стало известно, что для различных популяций характерны широкие вариации по этому признаку. Представьте себе, как были удивлены генетики, когда обнаружили, что у американских индейцев, басков (живущих главным образом в Северной Испании) и туземцев Австралии группа крови О вообще не встречается! С другой стороны, когда изучали характеристики по резус-фактору, оказалось, что среди басков больше всего людей с отрицатель-



18—5. Четыре основные разновидности вида *Homo sapiens*: негроидная; монголоидная; кавказская; австралоидная.

ным резус-фактором, тогда как среди американских индейцев, индонезийцев, тайландцев и австралийских аборигенов людей с отрицательным резус-фактором вообще не оказалось.

Только по этим данным можно составить себе представление о том, что различные популяции должны иметь совершенно различные соотношения аллелей, определяющих группу крови. Действительно, по-видимому, можно определить популяцию, если знать достаточно о частотах различных аллелей в данной популяции.

Поиски сведений о частотах аллелей, определяющих группу крови, продолжают. Так же как можно обозначить на карте все земли, лежащие выше 5000 футов над уровнем моря, так можно указать на карте и все районы, где частота аллелей, определяющих группу крови В, меньше 5% или больше 25%.

Частота аллели, определяющей группу В, очень высока (более 25%) на самом краю Восточной Европы. Оттуда она постепенно уменьшается во всех направлениях, пока не падает ниже 5% в небольших районах Франции, Испании, Португалии и Скандинавии. Высокая частота аллели, определяющая группу В, тянется через всю Азию до Тихого океана и на юг в направлении Индийского океана. По-видимому, аллели диффундируют из некоего «центра концентрации». Такая диффузия похожа на градиент гена. Как можно объяснить такой градиент?

Одно из объяснений этого градиента гена состоит в том, что аллели, определяющие тип В, были занесены в Европу миграциями людей из Азии. Эти люди добавили свои аллели группы В к пулам

генов людей, уже живших в Европе. Очень малая смесь генов наблюдается в тех районах, где частота аллелей группы В до сих пор очень низка.

Определение распространения генов, обуславливающих у людей группу крови, представляет только один путь изучения человеческих популяций. Были обнаружены аналогичные различия в распределении при изучении и других генов. Эти исследования привели биологов и антропологов к новым представлениям о популяциях человека.

18—17. «Расы» человека. Мы видели, что популяции человека отличаются по частотам различных аллелей в генетических пулах по таким признакам, как, например, группы крови. Путем создания карт частоты аллелей мы можем реконструировать некоторые из миграций, имевших место в прошлом. Это приведет к пониманию генетической природы популяции в смысле «инвентаризации» входящих в нее генов.

Значение термина «раса» представляется довольно расплывчатым, определить его трудно, и для разных людей он означает разные вещи. Любое точное описание «расы» или даже популяции на языке частот генов с течением времени теряет свою ценность. Представители различных человеческих популяций не разделены больше ни широкими морями, ни высокими горами. Путешествия и связь ликвидировали барьеры расстояний, и люди во всем мире все лучше и лучше узнают друг друга.

Вместе с тем генетические пулы различных популяций становятся все менее различными. Браки между представителями разных популяций постепенно из-

меняют генетический пул каждой популяции.

Можно ли события, имевшие место в эволюции человека, понимать так же, как изменения, происходившие в других популяциях, которые мы изучаем? Все люди принадлежат к одному виду *Homo sapiens*. Это значит, что между ними возможна гибридизация. Между ними не существует достаточно больших генетических различий, способных предотвратить такое скрещивание. Каким же образом возникают эти различия?

О ранней истории человека известно далеко не все. В нескольких ограниченных районах, вероятно в Африке, увеличилось число первобытных людей. Предполагают, что миллион лет назад общая популяция человека на Земле насчитывала около 125 000 индивидуумов. В каменном веке популяция, вероятно, разделилась на большое количество мелких популяций, насчитывавших по несколько сотен людей или даже меньше.

Со временем небольшие группы захватывали другие районы. Популяции первобытного человека распространились по Европе и Азии, а позднее на Американском и Австралийском континентах. Эти группы были в значительной степени генетически изолированными. Мутации, происходившие в каждой маленькой популяции, могли быстро закрепляться. Отбор способствовал сохранению тех признаков, которые давали возможность выживания. Одни популяции, такие, как предки современных негроидных и монголоидных групп, процветали. Со временем они произвели большое количество индивидуумов. Другие, такие, как австралийские аборигены, оставались малочисленными и культурно отсталыми.

Таким образом, мы видим, что эволюция популяций человека может быть понята на основе закономерностей, объясняющих эволюцию других популяций — генетической изоляции, мутаций, отбора и миграций.

18—18. Будущее человеческого вида. Вид человека еще «молод». Прошло 99,9% времени существования жизни на Земле, прежде чем этот вид приобрел отчетливую форму. Каким же представляется будущее этого вида?

Никто не знает определенно, что таит в себе это будущее, однако некоторые

тенденции биологического будущего человека представляются очевидными.

1. Раздельные популяции человека постепенно сольются в одну. Как уже говорилось, на ранних стадиях эволюции человека малочисленные популяции его были изолированы друг от друга. Происходили мутации, и некоторые из популяций приспосабливались к жизни в определенных климатических условиях. У других популяций развивались отличительные признаки, которые в настоящее время кажутся бесполезными для приспособления. Чем дольше популяции оставались изолированными, тем больше различий они приобретали.

Однако различия между популяциями человека не были значительными с генетической точки зрения. В дальнейшем генетический обмен увеличился. Различия между генетическими пулами популяций будут продолжать уменьшаться по мере того, как будет увеличиваться скорость обмена генами из-за браков между представителями различных популяций.

2. Средняя продолжительность жизни человека увеличивается. Благодаря улучшению питания, медицинского обслуживания и улучшению условий жизни люди в настоящее время живут значительно дольше, чем в древние времена.

Увеличенная продолжительность жизни, которая со временем станет уделом всех людей, означает, что жизнь станет более производительной, у них будет больше времени на развитие их созидательных, культурных и интеллектуальных интересов.

3. Роль отбора уменьшается. Развитие биологии и медицины дает возможность компенсировать все большее и большее количество физических и умственных дефектов человека. Такие состояния, как плохое зрение, органические заболевания, например диабет, ненормальности скелета и другие нарушения, делающие нормальное деторождение невозможным, перестают быть препятствиями. Сохраняется жизнь индивидуумов, которые должны были бы умереть, или тех, которые не являются ценными с точки зрения отбора. Многие из таких состояний могут быть наследственными. Такое сохранение жизни делает возможной передачу потомству генов, обуславливающих наследственные дефекты. Таким образом, в настоящее время популяции чело-

века зависят не столько от отбора, сколько от средств, дающих возможность преодолеть дефекты наследственности.

4. Население земного шара быстро увеличивается. Популяция человеческого вида, населяющего Землю, увеличилась к 1961 г. более чем до 3 миллиардов. Для того чтобы достичь такой численности, потребовался миллион лет или около этого. А в настоящее время население Земли увеличивается со скоростью 140 000 ежедневно, так как ежедневно людей рождается больше, чем умирает. При такой скорости потребуется всего 35 лет, чтобы население мира удвоилось, т. е. достигло 6 миллиардов, и еще 35 лет для следующего удвоения популяции.

302 ● Все человечество принадлежит к одному виду *Homo sapiens*. В различных областях земного шара благодаря факторам генетической изоляции, мутаций, отбора и миграции популяции этого единственного вида развивались по-разному. По этой причине существует несколько разновидностей этого вида. Все эти разновидности достаточно схожи между собой, чтобы скрещивание между ними было возможным. С помощью карт частоты генов антропологи могут следить за крупнейшими миграциями этих разновидностей.

◆ Проверьте себя

1. Назовите некоторые разновидности человеческого вида. 2. По каким признакам отличают одну разновидность человека от другой? 3. Какими характеристиками пользуются антропологи, пытаясь выяснить важные различия между человеческими популяциями? 4. Какого рода информацию можно получить, изучая группы крови в человеческих популяциях? 5. Каким образом можно объяснить существование на Земле различных популяций человека?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Вид человека, существующий на Земле около 2 миллионов лет, — без сомнения, наиболее выдающийся результат эволюции. Происхождение человека, его развитие были реконструированы по ископаемым остаткам, обнаруженным начиная с 1889 г. в Азии, Африке и Европе. Изучение строения человека и функционирования его органов обнаруживает

его близкое сходство с приматами. Человек произошел не от человекообразных обезьян, а от некоторых общих предков, которые были родоначальниками современных людей и современных человекообразных обезьян.

Хотя о наследственности человека предстоит узнать еще многое, известно, что большое число признаков находится под генетическим контролем. Наибольшее внимание привлекают гены, от которых зависят внешний вид человека, его умственные способности и состояние его здоровья. Эти гены можно изучать и на отдельных семьях, и в популяциях.

Изучая человеческие популяции с помощью выборок, генетики узнали, что соотношение аллелей, определяющих тот или иной признак, сильно варьирует в разных популяциях. Харди и Вейнберг показали, что частота определенной аллели сохраняется постоянной из поколения в поколение в популяции, в которой размножение происходит путем произвольного скрещивания. Генетическую историю популяций можно проследить с помощью карт распространения аллелей.

В пределах человеческого вида существует ряд разновидностей. Отличительные генетические характеристики этих популяций развились в результате долгой изоляции, мутаций и отбора. Большинство различий между популяциями сводится к внешним признакам, таким, как цвет кожи, форма и цвет волос или форма носа. С развитием современных средств транспорта и связи генетические пулы этих популяций утрачивают свои различия. Разные популяции людей, оставшихся разделенными в течение тысячелетий, начинают сливаться в одну.

С биологической точки зрения будущее человеческого вида будет зависеть от улучшения питания и медицинского контроля за болезнями. Средняя продолжительность жизни человека увеличивается, а роль отбора уменьшается, по мере того как человек узнает, каким образом можно компенсировать связанные с наследственностью недостатки. Население земного шара быстро увеличивается. Перед многими странами встает проблема производства достаточного количества пищи и создания условий для жизни все большего числа людей.



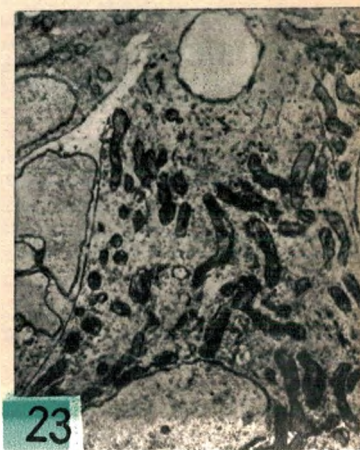
Бурундук и кукуруза должны использовать энергию. Кукуруза улавливает нужную ей энергию из солнечных лучей, в то время как бурундук зависит от энергии, которая запасена в растительной пище.



ЧАСТЬ ШЕСТАЯ

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ

Сохранение жизни зависит от способности организма использовать энергию. Большинство клеток многоклеточного организма не способны получать и использовать энергию прямым путем, как это может делать одноклеточный организм. Чтобы сохранить жизнь многоклеточного организма, каждая клетка, которая входит в его состав, должна иметь источник энергии. В первой главе этой части мы рассмотрим системы, которые получают энергию от Солнца. Предметом обсуждения остальных разделов этой части будет вопрос о том, каким образом эта энергия доставляется отдельным клеткам и используется ими для осуществления жизни целого организма.





304

Листья у многоклеточных растений — главный фотосинтезирующий орган.

*

Фотосинтезирующие системы

Основные процессы фотосинтеза у одноклеточных организмов были описаны в главе 9. Эти же процессы протекают в клетках многоклеточного организма. Фотосинтез, подобно брожению и дыханию, является клеточным процессом. Как вы видели в предыдущих главах, эволюция многоклеточности принесла с собой развитие различных систем органов. Эти системы были необходимы для поддержания жизни клетки. В главе о размножении организмов вы видели, что сложная система половых органов и специализированных тканей развивалась по мере усложнения всего организма. В этой главе мы будем изучать проблемы фотосинтеза, которые возникли перед развивающимся многоклеточным растительным организмом. Мы познакомимся также с второстепенными системами, функция которых заключается в поддержании фотосинтеза в клетках развивающегося многоклеточного организма. Все живые существа должны иметь свободную энергию. Источник свободной энергии — Солнце. Фотосинтез можно сравнить с мостиком, по которому свободная энергия поступает от Солнца к живым существам.

Эволюция фотосинтезирующих систем

19—1. Эволюционный путь. Фотосинтезирующую систему, насколько мы ее знаем сегодня, считают продуктом продолжительного эволюционного процесса. Следует напомнить (глава 5), что многие биологи предполагали, что живые организмы первоначально не использовали свет в качестве источника энергии. Согласно гетеротрофной гипотезе, первые организмы обитали в океане, который содержал разнообразные органические молекулы. Эти организмы могли поглощать молекулы, расщеплять их и строить из них свои собственные структуры. До тех пор пока эти органические соединения имелись в достаточном количестве, любая способность использовать световую энергию для синтеза нового органического вещества не давала большого преимущества.

В течение миллионов лет конкуренция за пищу обострялась, и в конце концов весь запас органических молекул был израсходован. Наиболее успешно мог участвовать в конкуренции тот первый организм, у которого энергия солнечных лучей использовалась для синтеза АТФ.

Следующей ступенью в ходе эволюции, по-видимому, было появление такой фотосинтезирующей системы, которая в качестве донора водорода использовала сероводород и аналогичные ему соединения. В конце концов, выработав систему, позволяющую использовать в качестве донора водорода воду, зеленые растения получили возможность жить почти в любом месте. Этот тип фотосинтеза мы наблюдаем сегодня у всех зеленых растений.

По мере размножения и расселения по Земле растения выделяли в атмосферу кислород, который прежде был связан в молекуле воды. Это важное обстоятельство повлекло за собой коренные изменения в судьбе примитивных обитателей планеты. Прежде всего стала возможной дальнейшая эволюция животных и других организмов, которым был необходим кислород. В то же время это привело к исчезновению бескислородных условий гипотетической примитивной атмосферы. В первичной бескислородной атмосфере могли сохраняться те органические соединения, благодаря которым,

вероятно, возникла жизнь. В присутствии кислорода большая часть образованных под влиянием ультрафиолетовых лучей органических соединений подверглась бы окислению.

19—2. Конечный этап эволюции фотосинтеза — многоклеточное зеленое растение. В плане эволюции фотосинтеза растение можно считать конечным продуктом фотосинтеза (рис. 19—1). Хотя мы уже не раз говорили, что продуктом фотосинтеза является углевод, необходимо подчеркнуть, что это лишь часть всего процесса. Углевод — это прямой продукт фотосинтеза. Однако это лишь начальное звено длинной цепи химических превращений, которые позволяют растению развиваться. Простейшая форма углевода — сахар — используется различными способами. В растительных клетках в присутствии кислорода происходит расщепление молекулы сахара, в результате чего высвобождается энергия, необходимая для жизни растения. Излишки сахара под действием ферментов превращаются в крахмал, который хранится в корнях, стеблях и листьях растений про запас. Несомненно, вы слышали о пищевом крахмале, который получают из пшеницы и картофеля.

Из углеводов растения также синтезируют липиды. Обычно липиды используются в процессе дыхания в качестве источника энергии. Часть молекул углевода путем химических реакций превращается в аминокислоты. В дальнейшем молекулы аминокислот используются растением в качестве «строительных кирпичиков» при синтезе белков. Синтезируемые растением белки расходуются на рост и восстановление тканей, часть используется в качестве ферментов, остальная присоединяется к нуклеиновым кислотам.

Растение синтезирует также пигменты, витамины и гормоны. Сырьем для синтеза этих веществ служат молекулы углеводов. Таким образом, мы видим, что конечным продуктом фотосинтеза являются не только углеводы. В некотором роде конечным продуктом будет все растение. Однако, несмотря на то, что синтез углевода — это только «начало» фотосинтеза, вы должны помнить, что это очень важное начало, которое служит гигантским «энергетическим лифтом» для всех последующих процессов роста и развития.

19—3. Проблемы многоклеточного зеленого растения. Процесс фотосинтеза в основном одинаков для всех растений, идет ли он в клетках листа клена, или в одноклеточной зеленой водоросли. Однако вода и углекислота, которые служат сырьем для этого процесса, просто диффундируют в одноклеточную водоросль, живущую в воде.

А каким образом клетка зеленого листа наземного растения получает это сырье для осуществления фотосинтеза?

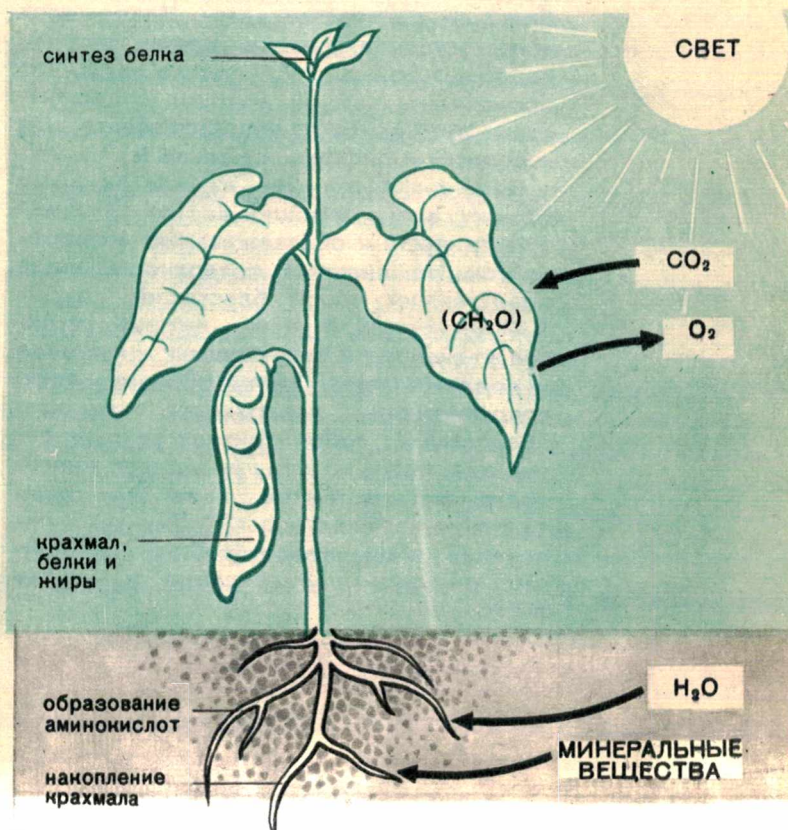
Крупные, специализированные зеленые растения имеют специальные структуры для транспорта веществ к отдельным клеткам. Кроме того, современные высокоразвитые зеленые растения имеют и другие структурные приспособления, которые позволяют им жить на суше в разных условиях: в районах с холодным климатом, в горах, не защищенных от ветра, в безводной жаркой пустыне. В следующем разделе мы обсудим природу и функцию каждой из адаптаций.

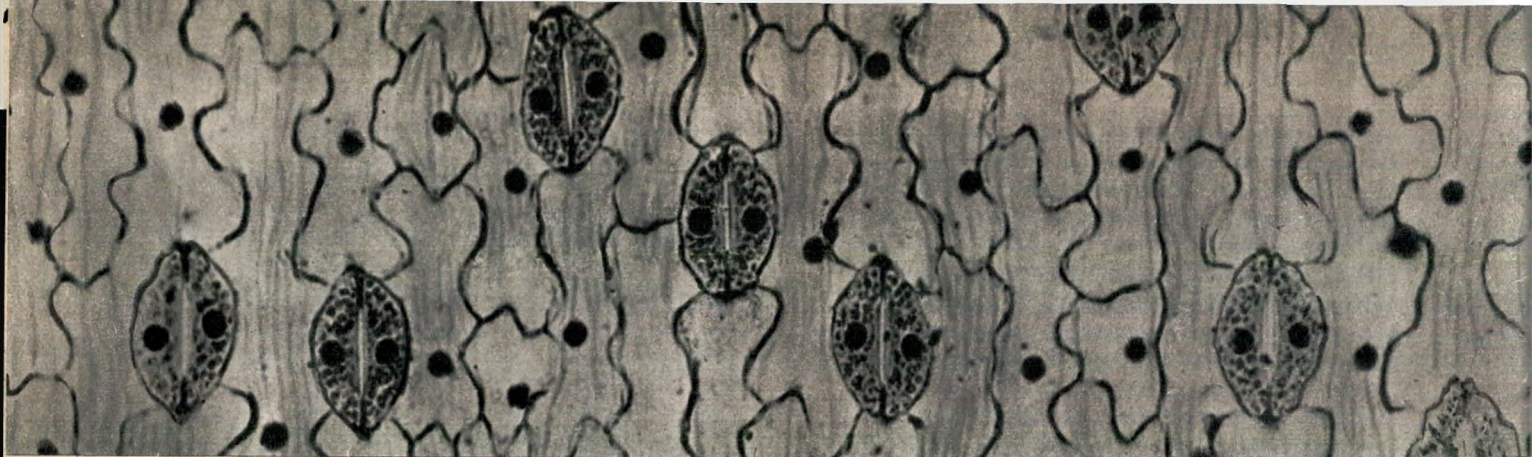
♦ Проверьте себя

1. Почему процесс фотосинтеза очень важен для всех форм жизни? 2. Каким образом эволюция фотосинтезирующих организмов изменила окружающую среду для других организмов? 3. Какие продукты фотосинтеза являются прямыми, а какие побочными? 4. Можно ли все живое считать продуктом фотосинтеза?

305

19—1. Конечный продукт эволюции фотосинтеза — обычное многоклеточное зеленое растение.





19—2. Микрофотография устьиц на нижней поверхности листа.

Структура многоклеточных растений в связи с фотосинтезом

306 19—4. **Ассимиляция углекислоты многоклеточными растениями.** Проще всего углекислота ассимилируется растениями типа зеленых водорослей и бактерий. В этом случае углекислота диффундирует через всю поверхность клеток. У высших и более сложных водорослей и водных растений углекислота также должна проникать через всю внешнюю поверхность растения. Углекислота диффундирует к клеткам, лежащим внутри растения.

В листьях высших наземных растений процесс ассимиляции углекислоты несколько иной. Обычно лист окружен воздухом, в котором содержится небольшое количество влаги. Клетки всех живых существ, включая клетки листьев, содержат большое количество воды. Что происходит с водой, которая содержится в листьях растения? (Вспомните, что говорится о диффузии в главе 6.)

Вода диффундирует из клеток листа наружу, в окружающий воздух. Это может привести к обезвоживанию и смерти клеток. Но внешняя поверхность листа представляет собой блестящий покрытый воском слой ткани, который устойчив к диффузии углекислоты, кислорода и водяного пара. Таким образом, воск, покрывающий поверхность листьев, представляет собой признак эволюционной адаптации, которая позволяет многоклеточным растениям жить на суше, сохраняя излишек воды. Кроме того, покровная ткань предотвращает избыточную диффузию углекислоты в клетки листа.

Углекислота попадает в клетки благодаря еще одному специальному приспособлению растения. Задерживающий диффузию слой клеток на поверхности листа разорван во многих местах микроскопическими отверстиями, называемыми **устьицами**. Под микроскопом эти отверстия вместе с окружающими их замыкающими клетками удивительно похожи на крошечные рты.

На рисунке 19—2 виден целый ряд устьиц, расположенных на нижней поверхности листа.

Устьица ведут в воздушное пространство внутри листа. Обратите внимание на свободное расположение клеток во внутренней части листа, смежной с устьицами (рис. 19—3). Благодаря этому углекислота быстро попадает в каждую клетку, в которой идет фотосинтез, т. е. воздушные пространства внутри листа позволяют углекислоте быстро диффундировать во все клетки листа. Чем быстрее углекислый газ проникает во внутренние клетки, тем быстрее могут синтезироваться молекулы глюкозы. В этих условиях растение способно за единицу времени превратить большее количество солнечной энергии в химическую энергию. Такое свободное расположение клеток может, очевидно, служить примером еще одной эволюционной адаптации растения.

Механизм, контролирующий ширину устьичной щели, т. е. замыкание и размыкание устьица, еще недостаточно ясен. Вода и кислород выходят из листа через устьица. Когда устьица открываются, через них попадает углекислый газ и, следовательно, может начаться процесс фотосинтеза. Однако в случае

большой потери воды через устьица растение увядает. Тогда устьица закрываются, и это приводит к временному прекращению синтеза глюкозы, а значит, и к снижению скорости роста растения. Например, устьица низкорослых растений засушливых областей закрыты большую часть времени, так как чрезмерная потеря воды могла бы привести их к гибели.

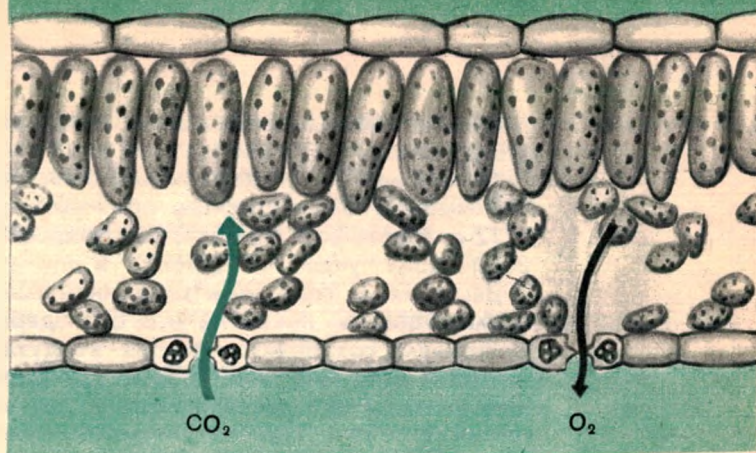
Ван Хельмонт, описавший опыты по произвольному самозарождению, изучал также рост растений. Проведя целую серию опытов, он имел все основания считать, что в процессе роста растений участвует углекислота. В глиняный горшок Ван Хельмонт насыпал взвешенную высушенную почву и посадил молодой побег ивы. Земля в горшке увлажнялась заранее взвешенной водой. Чтобы в почву не попала пыль из воздуха, горшок закрывался металлическим листом с отверстиями. Через 5 лет ученый взвесил дерево, высушил почву и снова взвесил ее. Оказалось, что масса почвы не уменьшилась за 5 лет.

Так Ван Хельмонт сделал ошибочный вывод, что дерево увеличило свою массу за счет воды.

Теперь известно, что в основном увеличение массы ивы происходило за счет углекислого газа воздуха. Ван Хельмонт не знал, что для роста дерева необходима лучистая энергия солнечного света. И все же его опыты очень напоминают опыты, которые ставят биологи сегодня. Он тщательно контролировал экспериментальные отклонения и использовал количественный метод для ответа на поставленный вопрос. Этот опыт прямо противоположен опыту по самозарождению мышей из пшеницы и грязной рубашки, который также был поставлен Ван Хельмонтом (см. главу 4). Тот факт, что ученый при постановке опыта упустил важное обстоятельство, должен служить нам даже сегодня постоянным напоминанием, как осторожно надо делать выводы и как критически к ним относиться.

В 1779 г. талантливый австрийский медик Ян Ингенгауз впервые показал, что растения не только что-то высвобождают в окружающую атмосферу, но и что-то берут из нее, что дыхание растений связано с фотосинтезом.

Таким образом, за всю историю существования человека на Земле лишь со-



19—3. Поперечное сечение листа, показывающее путь диффузии углекислоты через устьице и в клетки внутри листа.

всем недавно стало известно, что зеленые листья поглощают углекислоту. Постоянное изучение этого явления за последние 200—300 лет сформировало наше современное представление. Сейчас мы знаем, что листья многоклеточных растений — высокоспециализированные структуры. Препятствующая диффузии поверхность листа, устьица и пористый клеточный слой внутри листа — все это представляет собой признаки эволюционной адаптации, благодаря которой многоклеточное растение живет на суше. **19—5. Роль кислорода в фотосинтезе многоклеточных растений.** Большинство автотрофов, как одноклеточных, так и многоклеточных, могут выделять и использовать кислород. Они выделяют кислород при фотосинтезе и используют его во время дыхания. Так как часть кислорода, выделяющегося при фотосинтезе, используется в процессе дыхания, проследить за прохождением кислорода в растениях очень трудно. При фотосинтезе в солнечный день кислорода образуется во много раз больше, чем расходуется в процессе дыхания. Этот избыток кислорода диффундирует из клеток в межклеточные пространства, а затем выходит через устьица в атмосферу (направление движения кислорода прямо противоположно направлению движения углекислоты).

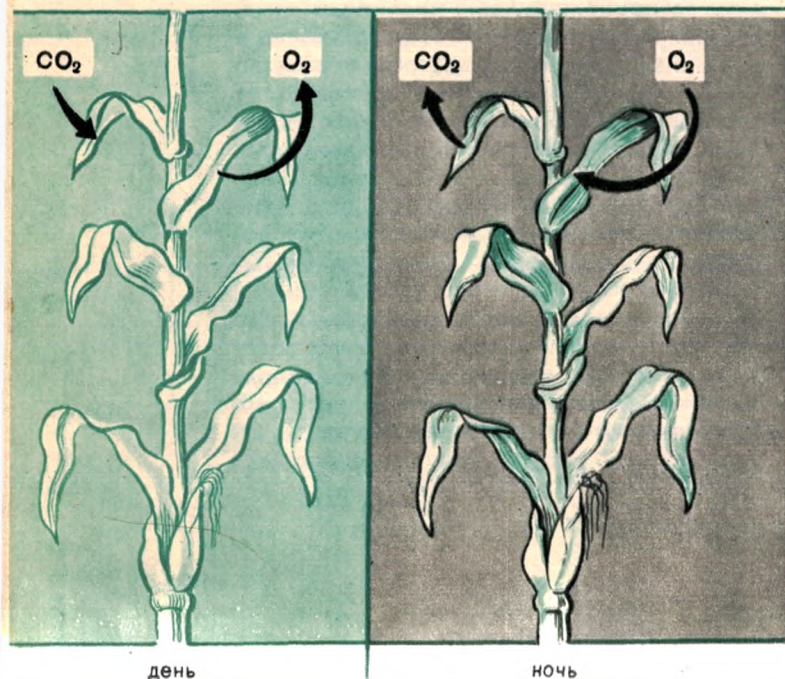
Ночью, когда света мало и фотосинтез не идет, клетки растения нуждаются в постоянном снабжении кислородом. Часть кислорода диффундирует из атмосферы через устьица в ткань листа и оттуда внутрь клеток. Эти чередующиеся

процессы жизнедеятельности показаны в виде схемы на рисунке 19—4.

Движение кислорода из устьица листьев в атмосферу было впервые объяснено в 1772 г. Джозефом Пристли, выдающимся английским ученым. Пристли в опытах с растениями, горящими свечами и мышами удалось показать, что благодаря растениям сохраняется состав воздуха, который поддерживает жизнь. Эти данные вызвали интерес к опытам с растениями. В 1774 г. Пристли впервые выделил и идентифицировал кислород. В 1777 г. Антуан Лавуазье показал значение кислорода в дыхании животных.

В воздухе, которым мы дышим, содержится приблизительно 21% кислорода. Кислород необходим всему живому и большей части растительного мира. Фотосинтезирующие растения, кроме поглощения и сохранения энергии солнечного света, выделяют свободный кислород, который так важен для жизни. Трава на лужайках, деревья и другие растения в парках, лесах, водоросли в пресных водоемах, океанах и морях поддерживают жизнь животных двумя способами. Они, с одной стороны, поглощают и сохраняют энергию Солнца, с другой стороны, выделяют кислород. И то и другое существенно для жизни. Но следует помнить, что растительные клетки также используют кислород в процессе дыхания. Какое количество кислорода на всем земном шаре выделяют растения? Ответ поразителен: растения образуют весь кислород нашей атмосферы.

19—4. Дневное и ночное использование углекислоты и кислорода в растении кукурузы.



сферы. Подсчитано, что весь кислород атмосферы Земли обновляется растениями раз в 3000 лет. Насколько известно, в мире нет другого важного источника свободного кислорода.

19—6. Фотосинтез происходит в хлоропластах. Хлоропласты содержат хлорофилл и находятся в определенных клетках (см. гл. 9). Хлоропласты отсутствуют у сине-зеленых водорослей, но имеются у зеленых водорослей и у всех других зеленых автотрофов. Вероятно, хлоропласты эволюционировали посредством ряда небольших изменений.

Весь процесс фотосинтеза происходит в пределах микроскопических хлоропластов в цитоплазме растительных клеток. В листе хлоропласты концентрируются главным образом в слоях клеток между верхней и нижней поверхностью листа (рис. 19—3). Количество хлоропластов в клетке может колебаться от нескольких десятков до нескольких сотен.

Хлоропласт — это настоящая фабрика фотосинтеза. В нем содержатся все ферменты и пигменты, которые способны превращать лучистую энергию солнечного света в химическую энергию и сохранять ее в виде молекулы углевода. Углекислый газ, как только он попадает в лист и затем в клетку, диффундирует в хлоропласт, где превращается в глюкозу, как описано в главе 9. Тут происходит расщепление воды и выделение кислорода. Недавно несколькими исследователям удалось выделить хлоропласты из клеток и, при соответствующих условиях, проследить за процессом фотосинтеза вне клеток. Таким образом была установлена роль хлоропласта как настоящей фотосинтезирующей фабрики.

Структура хлоропласта чрезвычайно высоко организована, как это видно на рисунке 19—5. На этой фотографии, полученной с помощью электронного микроскопа, видно, что хлоропласт имеет сложное внутреннее строение. Посмотрите на области, называемые гранами, внешне чем-то похожие на насечку торцевых частей монет. Хлорофилл находится в слоях граны. Эта слоистая структура ответственна за поглощение лучистой энергии солнечного света. Каким образом это происходит, не известно. В проводимых сейчас исследованиях ставится задача ответить на этот вопрос, так как это основной способ поглощения солнеч-

ной энергии. Все живые существа зависят от этой структуры, так как хлорофилл, выделенный из граны, не способен осуществлять фотосинтез.

Соседние с гранами области хлоропласта называют стромой. В ней находятся все ферменты, которые принимают участие в химическом превращении углекислого газа в глюкозу.

Способность многоклеточных растений превращать световую энергию в химическую зависит от количества и структуры хлоропластов. Большинство многоклеточных растений растут быстро. Этот быстрый рост требует быстрого синтеза огромного количества белков, липидов, нуклеиновых кислот и других молекул, а также затрат большого количества энергии, которая содержится в глюкозе. Глюкоза, как уже подчеркивалось, является первичным источником энергии для всякого другого синтеза и роста.

Примитивные автотрофы, такие, как фотосинтезирующие бактерии и сине-зеленые водоросли, не имеют хлоропластов. Хлорофилл у этих организмов, по видимому, содержится в маленьких самостоятельных структурах, сходных с гранами; более развитые формы водорослей часто имеют только один хлоропласт на клетку. Организация гран в хлоропласты и большое количество хлоропластов в клетке многоклеточных растений, очевидно, дает этим организмам важные преимущества в борьбе за существование.

19—7. Хлорофилл поглощает световую энергию. В 1882 г. немецкий ученый Т. Энгельман впервые показал, что хлорофилл поглощает определенные длины волн видимого света. Энгельман предположил, что скорость фотосинтеза можно измерить по скорости выделения кислорода. Чем больше скорость фотосинтеза, тем быстрее должен выделяться кислород. Но в то время методы измерения небольших количеств кислорода были недостаточно точны.

Энгельман тщательно исследовал зависимость образования кислорода зелеными клетками от длины волны света с помощью бактериального метода. Он использовал микроспектральную аппаратуру, разработанную Карлом Цейссом.

Бактериальный метод заключается в перемешивании бактерий с простыми нитчатыми водорослями в капле воды.

Бактерии обладают свойством энергично двигаться в присутствии кислорода. Энгельман использовал это движение бактерий в качестве чувствительного критерия присутствия кислорода.

Микроспектральная аппаратура помещалась под микроскопом в том месте, где обычно находятся зеркало и диафрагма. С помощью микроспектрального аппарата на культуру бактерий и клетки водоросли проецировалась узкая полоска света, разложенного в спектр. Полоска водоросли располагалась так, что она была параллельна этой полосе разложенного в спектр света.

При увеличении интенсивности света бактерии, которые, очевидно, покоились из-за недостатка кислорода, теперь начинают двигаться около зеленых клеток, обычно сначала там, куда падает красный свет. При дальнейшем увеличении интенсивности света бактерии начинают двигаться на всем участке спектра, от инфракрасной до фиолетовой части его. Первоначально бактерии больше накапливаются и быстрее двигаются в участках, освещенных красным светом. У зеленых клеток (т. е. *Euglena*, *Oedogonium*, *Chlamydomonas*), но не у бурых (диатомовых) и сине-зеленых (*Oscillatoria*), для солнечных лучей (но не газового света) можно наблюдать минимум около *E* (зеленой) и второй максимум около *F* (синей) линии.

На рисунке 19—6 приведено графическое изображение зависимости между длиной волны и энергией ассимиляции.

309

19—5. Граны и строма в хлоропласте табачного листа.



На диаграмме показано, что самая высокая концентрация бактерий там, где клетки водоросли освещаются красным светом. Вторая область скопления бактерий, несколько меньшая, находится в синей части спектра. В остальных участках спектра бактерий очень мало.

Опыт Энгельмана считается классическим, потому что в нем сочетаются сложность и простота. Опыт был повторен другими учеными, и результаты его хорошо воспроизводились. Обратите внимание на взаимодействие фактов и предположений. Энгельман не видел высвобождения кислорода в красной части спектра. Он лишь наблюдал, что бактерии двигались при освещении их светом красной части спектра. Ученый предположил, что бактерии двигались из-за наличия кислорода.

Обычно каждый опыт открывает путь для разнообразных объяснений. Ученый старается ставить опыт так, чтобы свести до минимума число различных толкований. Опыты Энгельмана, по крайней мере те, о которых мы здесь говорили, служат прекрасным примером четкой постановки опытов.

19—8 Поглощение и транспорт веществ у многоклеточного растения. У одноклеточных водорослей, у бактерий и у многоклеточных, но примитивных водорослей вода и некоторые жизненно важные химические вещества проникают в клетки через клеточные мембраны прямо из окружающей воды. Вода и некоторые минеральные вещества просто диффундируют в клетки. Другие минеральные вещества активно переносятся через клеточную мембрану в клетки. (См. главу 6 об активном транспорте.) Однако у наиболее высокоразвитых растений поступление воды и неорганических веществ происходит значительно сложнее.

Представьте себе на минуту среду, в которой живут крупные наземные растения. Их стебли, ветви и листья находятся на воздухе. Однако их корни подвергаются действию воды, которая находится во влажной почве. В таком случае будет логично предположить, что поступление воды и минеральных веществ должно происходить через корневую систему. Так оно и есть. Вода и минеральные вещества двигаются из почвы по крошечным волоскоподобным отросткам корней—**корневым волоскам** (рис. 19—7).

Попав в корневую систему, вода и минеральные вещества транспортируются вверх по растению по специализированным трубкообразным клеткам к фотосинтезирующим участкам стебля и листьев. Эти трубкообразные клетки приспособлены для транспорта жидкости и, очевидно, представляют собой эволюционно возникшее приспособление, которое позволяет многоклеточным растениям жить на суше. Специфические проблемы, связанные с транспортом воды у растений, мы обсудим в следующей главе.

Рассмотрим несколько вопросов, касающихся корневой системы многоклеточных растений. Могут ли они получать энергию, необходимую для роста и восстановления тканей, из воды и минеральных веществ? Могут ли они осуществлять фотосинтез в темных, влажных местах? Ответ на эти два вопроса отрицателен. Тогда откуда они получают энергию для жизни? Попробуйте обосновать ваш ответ. Если вода транспортируется из корней к листьям, то почему глюкоза не могла бы транспортироваться от листьев к корням? Так оно в самом деле и происходит. Опять мы находим высокоспециализированные трубкообразные клетки, по которым глюкоза транспортируется от листьев к корням и ко всем другим частям растения, где требуются питательные вещества.

Это движение питательных веществ внутри растения продемонстрировано с помощью интересного опыта на семенах растений-альбиносов. Из этих семян вырастают растения высотой в несколько сантиметров за счет энергии, накопленной в крахмале семян. Как только этот крахмал израсходуется, растение погибает, так как в нем отсутствует хлорофилл и оно не способно синтезировать необходимые ему питательные вещества. Если молодое растение-альбинос подкармливать через листья сахаром, то оно начинает расти и развиваться в течение нескольких месяцев. Это служит достаточным доказательством того, что питательные вещества могут переноситься от листа ко всем другим частям растения.

Рассмотрим крахмал, запасенный в картофельных клубнях. Крахмал, насколько вы помните, состоит из большого количества молекул глюкозы, соединенных вместе. Он является запасным продуктом фотосинтеза. Клубни карто-

феля растут в земле. Тогда откуда берется весь этот крахмал? Как видно из предыдущего примера, крахмал в клубне картофеля образуется из сахара, поступающего туда из листьев. Мы считаем, что клетки, по которым происходит перенос питательных веществ, являются высокоспециализированными продуктами длительного процесса эволюции. Они представляют собой еще одну форму адаптации к условиям обитания многоклеточных растений на суше.

● Структура многоклеточного наземного растения является продуктом длительного процесса эволюции. Такие приспособления, как препятствующая диффузии поверхность листа, устьица и межклеточные пространства листа, позволяют осуществлять быструю диффузию углекислоты в фотосинтезирующие клетки листа и, кроме того, защиту клеток листа от чрезмерной потери воды. Большое число хлоропластов, обнаруженное в клетках листа, является приспособлением к быстро превращению лучистой энергии в химическую. Такое превращение энергии позволяет растениям быстро расти и достигать большого размера.

Хлорофилл у многоклеточных растений содержится в хлоропластах. Хлоропласты, которые можно рассматривать как фотосинтезирующие единицы, находят-

ся в клетках. У многоклеточных растений углекислота и вода должны транспортироваться к хлоропластам. Поглощение воды и минеральных веществ растением происходит через клетки корневых волосков. По хорошо развитой системе клеток-трубочек происходит движение воды и растворенных в ней веществ по всему растению.

◆ Проверьте себя

1. Какие приспособления у растений позволяют углекислоте поступать в листья? 2. Какие приспособления у растений позволяют воде выходить из листа? 3. Что такое хлоропласт? 4. Где находятся хлоропласты? 5. Какова структура хлоропласта? 6. Каким образом Энгельман обнаружил изменение в количестве кислорода, образуемого водорослями?

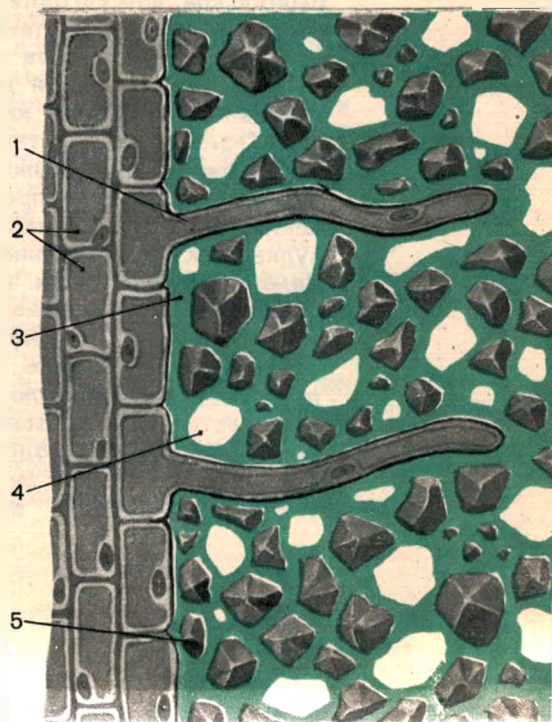
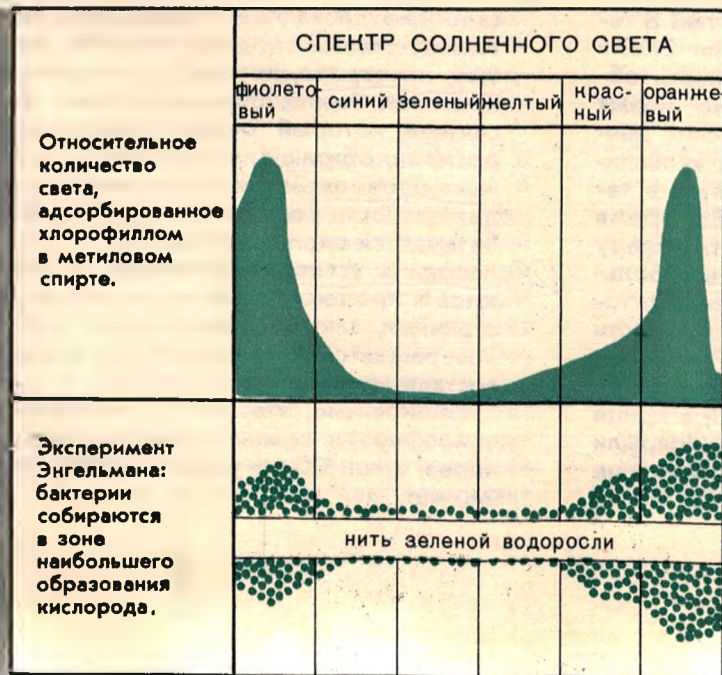
Факторы, влияющие на скорость фотосинтеза многоклеточных растений

19—9. Фотосинтез и скорость роста многоклеточного растения. В предыдущих разделах подчеркивалось, что конечным продуктом фотосинтеза является само растение. Без фотосинтеза не было бы растения. Если фотосинтез идет с максимальной скоростью, то растение растет быстро. Если же фотосинтез идет медленно, то и растение растет медленно. Имеются факторы, которые влияют на

311

19—6. Графическое изображение эксперимента Энгельмана. Отметьте концентрацию в желтой и красной зонах.

19—7. Клетки корневого волоска и почва, с которой они контактируют: 1 — корневой волосок; 2 — корневые клетки; 3 — вода; 4 — воздушная полость; 5 — частицы почвы.



скорость фотосинтеза, а также на скорость роста растений. Это концентрация углекислого газа, интенсивность света, температура, минеральное питание и концентрация воды. Давайте вкратце рассмотрим их в том порядке, как они перечислены. Некоторые из этих факторов уже обсуждались в главе 9, но здесь мы будем подчеркивать их связь с эволюцией многоклеточных растений.

19—10. Концентрация углекислого газа. В атмосфере содержится около 0,03% углекислого газа. Эта величина относительно постоянна, т. е. она не меняется сильно от дня к дню или от дня к ночи. Однако эта величина существенно менялась за геологические времена и, видимо, медленно увеличивается сейчас. Увеличение количества углекислого газа, который выделяется в атмосферу при сгорании топлива, связано с тем, что население земного шара и промышленность непрерывно растут.

Ограничивает ли количество углекислого газа в нашей сегодняшней атмосфере скорость фотосинтеза? Считают, что концентрация углекислого газа в современной атмосфере намного ниже, чем его концентрация в прошлом. Некоторые растения будут расти гораздо быстрее и лучше в атмосфере, в которой содержится в 5—10 раз больше углекислого газа, чем в современной атмосфере. Действительно, иногда садоводы окуривают дымом, содержащим углекислый газ, сады, чтобы ускорить рост растений.

Почему содержание углекислого газа в атмосфере прошлых веков, вероятно, было выше, чем сегодня? Есть ли доказательства, что это действительно так? В течение последних веков эволюции Земли за счет вулканической деятельности образовалось большое количество новых гор. Основываясь на геологических данных, можно предположить, что вулканическая деятельность продолжалась в течение длительного периода. Во время вулканической деятельности в атмосферу Земли должны были выделяться большие количества углекислого газа. До того как началась эволюция большей части растений, на Земле было немного потребителей углекислого газа. По мере того как растения развивались и в конце концов заняли все водоемы и покрыли большую часть суши Земли, содержание углекислого газа в атмосфере могло

в конечном счете снизиться из-за фотосинтетической деятельности этих растений. Таким образом, через большой промежуток времени содержание углекислого газа в атмосфере могло в конечном итоге уменьшиться.

Мощные отложения угля в земной коре свидетельствуют о существовании периода чрезвычайно быстрого и буйного роста растений. Этот период быстрого роста растений называется каменноугольным периодом. В течение этого периода гигантские папоротники, плауны и хвощи росли так быстро, что из этих растений образовывались глубокие торфяные болота, по мере того как они гибли, падали на землю и разлагались. Отложения мертвых растений уплотнялись из-за движения земной коры, и из них образовались крупные угольные отложения. Вполне резонно предположить, что такой бурный и обильный рост растений был обеспечен повышенным содержанием углекислого газа в атмосфере (цветн. табл. 24). Данные относительно такого же роста в другие периоды истории Земли не обнаружены.

Вероятно, содержание углекислого газа в морской воде не является ограничивающим фактором при фотосинтезе. Другими словами, его концентрация в морской воде, очевидно, достаточно высока, чтобы обеспечивать максимальную скорость фотосинтеза. Следует ли нам касаться этого? Так ли уж важен фотосинтез, который осуществляют растения в глубине океана? Напомним, что 7/10 поверхности Земли занимает вода. И в воде содержится несметное количество свободно плавающих водорослей. Некоторые ученые подсчитали, что около 90% кислорода, который нам нужен для жизни на Земле, образуется при фотосинтезе, который осуществляется водорослями, обитающими в океанах и пресных водоемах. За счет фотосинтетической деятельности растений ежегодно перерабатывается около 200 миллиардов тонн углерода в углеводы. Углеводы используются в процессе обмена веществ как растениями, так и животными, и углерод возвращается в атмосферу и океаны в составе углекислоты.

Установлено, что весь имеющийся в атмосфере и океанах углерод проходит через цикл CO_2 — углевод — CO_2 раз в 240 лет.

19—11. Влияние интенсивности света на фотосинтез. Мы говорили много раз, что энергия солнечных лучей поглощается, превращается и накапливается в процессе фотосинтеза. Если нет света, то нет и фотосинтеза. Скорость фотосинтеза прямо зависит от интенсивности света до тех пор, пока не наступит насыщение. В природе этот свет обеспечивает солнце. В лаборатории световая энергия излучается флюоресцентными лампами и лампами накаливания. Свет — это форма энергии. Любой свет в достаточном количестве приведет к осуществлению процесса фотосинтеза.

Каждый день Солнце посылает фантастические количества света на Землю. Если собрать всю энергию падающего на Землю солнечного света в обычный летний день с площадки размером со средний автомобильный кузов, то этой энергии (если ее преобразовать в химическую энергию бензина) хватило бы автомобилю, чтобы проехать расстояние в 14 км. Происходит ли поглощение, превращение и накопление всей солнечной энергии? Отнюдь нет. На самом деле в среднем при фотосинтезе используется немного меньше одного процента всей этой энергии.

Выработанные в процессе эволюции форма и структура наземных растений обеспечивают самое эффективное использование имеющегося света. Рост деревьев в высоту позволяет увеличить площадь зеленой поверхности растения. Если бы растительность покрывала Землю лишь одним тонким листовым слоем, то фотосинтетическая активность была бы ограничена площадью поверхности Земли. Следовательно, рост многоклеточных растений по вертикали позволяет им поглощать большую долю падающего света.

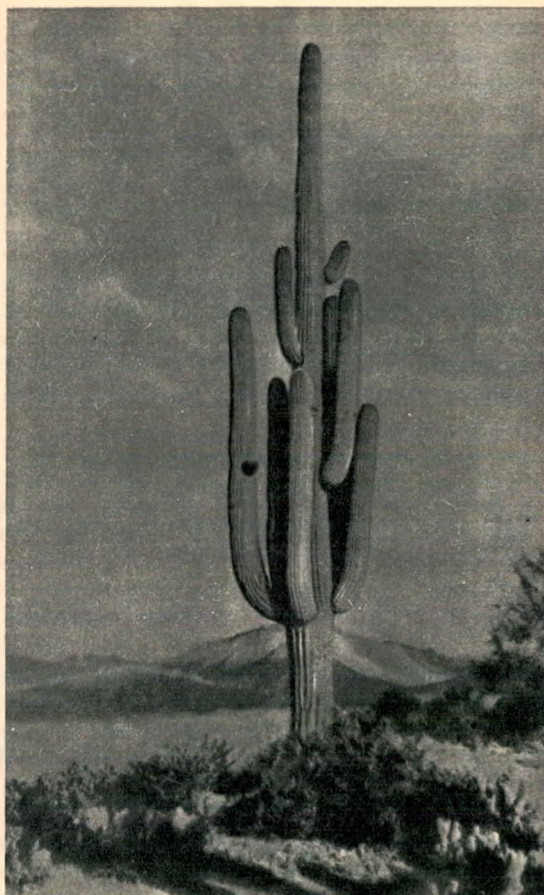
Вероятно, многие из вас знают, что в природе существуют светолюбивые и теневыносливые растения. Светолюбивым растениям нужен яркий солнечный свет. Теневыносливые могут выжить при значительно меньшем количестве солнечных лучей. Фотосинтетический аппарат теневыносливых растений может работать в полную силу даже тогда, когда количество падающего света составляет 10% от всего количества солнечных лучей. Это различие в способности растений использовать солнечный свет помогает

всему растительному царству эффективно использовать весь имеющийся свет. Например, теневыносливые растения хорошо адаптируются к жизни в тени больших светолюбивых растений.

19—12. Влияние температуры на фотосинтез. Большинство биологов согласны с тем, что фотосинтез субтропических и водных растений приостанавливается при замерзании или при нескольких градусах выше точки замерзания. У наземных растений умеренных и более холодных зон фотосинтез прекращается только при замерзании или температурах чуть ниже точки замерзания.

Эксперименты показывают, что оптимальные температуры для фотосинтеза у большинства растений лежат в пределах между 30 и 38°C. В пределах этих температур фотосинтез идет с максимальной скоростью. При температурах приблизительно 46°C скорость фотосинтеза начинает падать или даже резко уменьшается. При температуре около 57°C происходит необратимое тепловое повреждение или тепловая смерть. Возможно это происходит из-за разрушения ферментов. Разрушение ферментов приводит к прекращению фотосинтеза. Рассмотрим значительные температурные изменения, которые происходили на Земле в ледниковый и послеледниковый периоды. Судя по ископаемым остаткам, большое число растений погибло в периоды резких температурных изменений. Несмотря на это, поверхность нашей планеты на огромном пространстве покрыта растениями.

19—13. Минеральное питание и его влияние на фотосинтез. Минеральное питание очень важно для фотосинтезирующих растений. В главе 9 на рисунке 9—8 приводится структурная формула молекулы хлорофилла. Из рисунка видно, что каждая молекула содержит один атом магния. При недостатке или отсутствии магния образование новых хлоропластов в процессе роста растения было бы невозможно. Другими элементами, существенными для питания растений, являются калий, азот, железо и марганец. Недостаток любого из них приведет к нехватке молекул хлорофилла. Магний и азот входят в молекулу хлорофилла, поэтому потребность в этих элементах совершенно очевидна. Однако потребность в калии, железе и марганце для образования



19—8. Запасание кактусом цереусом воды — приспособление к засушливой среде обитания.

хлорофилла не совсем ясна. Так как эти последние три элемента не обнаруживаются в молекуле хлорофилла, то они должны оказывать косвенное влияние на ее образование, возможно, воздействуя на ферментные системы.

Минеральные питательные вещества, растворенные в воде, проникают в корневую систему и переносятся ко всем частям растения. Удобрения содержат указанные выше элементы в различных пропорциях. Большинство удобрений — это прежде всего источники азота, хотя в некоторых, кроме того, содержатся калий, железо и фосфор. Выращивание растений в течение долгого времени на одной и той же почве в конечном итоге приведет к истощению большинства минеральных питательных веществ этой почвы. В таких случаях для восстановления минеральных веществ в почве должны при-

меняться удобрения. Если этого не делать, то растения, выращиваемые в таких районах, будут низкорослыми и болезненными.

19—14. Влияние концентрации воды на фотосинтез. Вы, наверное, помните, что вода является неотъемлемой частью процесса фотосинтеза у всех высших зеленых растений. Вода служит источником водорода при образовании углевода. Кроме этого, вода является важной частью клеточного содержимого растительных и животных клеток. Другими словами, растительные клетки, подобно животным клеткам, нуждаются в воде для поддержания жизни, но, кроме того, вода нужна им для осуществления фотосинтеза.

В период засухи рост растения замедляется или совсем прекращается. Например, летом трава, растущая на газонах, желтеет и прекращает свой рост, если в течение недели или двух ее не поливать водой. Недостаток воды в течение продолжительного периода времени приведет в конце концов к гибели большинства растений.

У наземных растений развились адаптации, связанные с запасанием воды. Толстая кора деревьев и ткань поверхности листьев, покрытая воском, препятствуют чрезмерной потере воды. Закрывание устьиц листа в жаркий день также является адаптацией растений, позволяющей сохранить имеющуюся воду. Очевидно, такие приспособления имеют важное жизненное значение для наземных растений. Таким образом, растения, которые выработали такие приспособления, сумели выжить в тех районах Земли, где воды недостаточно или она отсутствует длительные периоды времени.

В наиболее засушливых районах мира — пустынях мы находим растения с еще более резко выраженными адаптациями. Например, некоторые растения семейства кактусов имеют листья очень короткий промежуток времени весной, а ветки их превратились в иглы. У других как листья, так и ветки превратились в иглоподобные структуры. Эти структуры у всех растений подобного рода являются адаптациями для сохранения воды, которые позволяют растениям жить в очень засушливых районах. Кактус цереус, показанный на рисунке 19—8, имеет специальную ткань для хранения воды в стеб-

лях растений. Благодаря этому фотосинтез может осуществляться в безводные летние месяцы. Здесь этот процесс осуществляется в клетках стебля, а не в клетках листьев, как обычно.

● На процесс фотосинтеза многоклеточного растения влияет целый ряд факторов. К ним относятся углекислый газ, свет, температура, минеральные вещества и вода. Специфика клеточной структуры и наземный образ жизни многоклеточных организмов заставляют их приспосабливаться к различным постоянно или временно действующим факторам (температура, влажность и т. д.). Концентрация углекислого газа, вероятно, менялась в большей степени для наземных растений, чем для морских водорослей. Различия в способности использовать свет для фотосинтеза дали возможность некоторым растениям выжить в местах с низкой интенсивностью света. Наземные растения подвергаются большим колебаниям температуры, но фотосинтез может идти как при очень низкой (0°C), так и при весьма высокой (46°C) температуре. Минеральные вещества и вода попадают в организм через корневую систему. Минеральные вещества и вода наиболее существенно влияют на выживание наземных растений.

◆ Проверьте себя

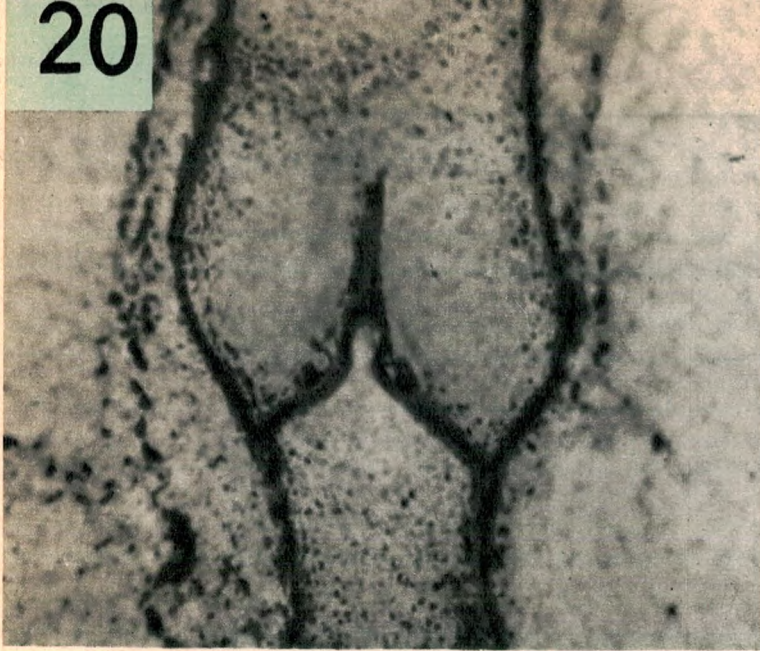
1. Какие факторы влияют на скорость фотосинтеза? 2. При каких процессах жизнедеятельности происходит выделение углекислого газа в атмосферу? 3. При каких процессах жизнедеятельности происходит поглощение углекислого газа из атмосферы? 4. Что считают первоначальным источником углекислого газа в атмосфере? 5. Какие неорганические вещества нужны для нормального развития растения?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Обычное многоклеточное зеленое растение — продукт длительного процесса эволюции. В процессе эволюции произошло большое количество изменений и выработалось множество приспособлений, которые позволяют растениям жить на суше. Эти адаптации — результат естественного отбора, который действует на фоне генетических изменений.

В число таких приспособлений входят: клетки корневых волосков, через которые вода и минеральные элементы поступают в растение из почвы; трубкообразные клетки, которые транспортируют воду к фотосинтезирующим клеткам листьев и стебля; создающая препятствия для диффузии поверхность листа, которая предохраняет растения от чрезмерной потери воды; отверстия (устьица) на поверхности листа, которые позволяют проникнуть в растение углекислому газу; пористое строение клеточного слоя внутри листа, которое ускоряет диффузию углекислого газа в клетки; большое число высокоорганизованных хлоропластов внутри каждой клетки, которые обеспечивают быстрое превращение световой энергии в химическую энергию; клетки для транспорта питательных веществ, по которым глюкоза переносится от листьев к корням и другим частям растения, где требуется энергия для роста.

Фотосинтез у высокоадаптированных многоклеточных зеленых растений идентичен фотосинтезу одноклеточных водорослей. Он происходит в хлоропластах клеток и не зависит от того, где располагается клетка. Одни и те же факторы влияют на скорость фотосинтеза как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов.



Клапаны, подобные этому клапану в лимфатическом сосуде, играют важную роль в некоторых проводящих системах.

316

*

Проводящие системы

Усложнение живых организмов в процессе эволюции приводит к возникновению проблемы переноса веществ от одной части организма к другой. В одноклеточных или мелких многоклеточных организмах вещества могут передвигаться посредством обычной диффузии, однако этот механизм не может обеспечить перенос веществ в крупных многоклеточных организмах. У крупных форм возникает проблема переноса важных питательных веществ к огромному числу клеток на большие расстояния. Мы посвятим эту главу исследованию механизмов переноса и распределения основных питательных веществ у многоклеточных растений и животных.

Перенос веществ у растений

20—1. Проводящие системы — продукт эволюции. Водоросли относятся к числу самых примитивных живых систем. Они живут в водной среде, которая содержит необходимые клеткам вещества — воду, минеральные соли, растворенный углекислый газ. Но представим себе, насколько изменились условия жизни растений, когда они впервые вышли из воды на сушу: они попадали на влажную почву, богатую минеральными солями, в окружающей атмосфере содержался углекислый газ. Великолепные условия, не правда ли? Действительно, условия прекрасные, если не считать одного обстоятельства. Вода испарялась в воздух до тех пор, пока клетка не превращалась в ломкий сухой остаток. Одноклеточные или примитивные многоклеточные растения могли выжить лишь в прохладных влажных местах. Но даже там развиваться могли лишь те растения, на поверхности которых имелась тонкая восковая пленка. Были ли эти наземные растения высокими деревьями, которые мы видим теперь? Были ли они сочной травой на равнинах? Вряд ли. Вероятно, эти первые наземные растения были мхами или какими-то родственными им растениями. Мхи обитали в относительно прохладных, влажных местах, потому что испарение воды было для них серьезной проблемой.

Только те растения, у которых развились хорошо сохраняющая воду наружная оболочка и проводящая система, с помощью которой они могли восполнять потери воды, могли стать достаточно крупными и эффективно использовать наземные условия существования. Современные наземные растения имеют защитный слой клеток, наружная поверхность которых покрыта воскоподобным веществом. Стволы деревьев одеты многими слоями мертвых клеток с восковыми стенками.

Появление на всей наружной поверхности растений пленки, предохраняющей их от потерь воды, могло бы оказаться для них роковым, так как такая пленка не позволяла бы углекислому газу проникать в фотосинтезирующие зеленые клетки. Устьица, как вы уже знаете из главы 19, представляют собой отверстия, через которые углекислый газ попадает в расте-

ние и через которые вода испаряется из растения. Таким образом, помимо воскового покрытия, растению необходима и проводящая система, восполняющая потерю воды. Чем больше поверхность растения, тем больше поверхность его соприкосновения с воздухом. Следовательно, корневая система должна пронизывать больший объем почвы, чтобы поглощать достаточно воды.

Современные наземные растения иногда называют **сосудистыми растениями**, чтобы подчеркнуть, что у них имеются проводящие трубки, или сосуды. Использование этого термина только подчеркивает, как важна проводящая система для высших растений. Помимо проводящей системы, поставляющей воду наземным частям растения, у них развивалась проводящая система, поставляющая питательные вещества к корням. Эта система переноса питательных веществ позволяет растениям накапливать образующиеся в избытке продукты фотосинтеза в тех частях, которые удалены от зеленых фотосинтезирующих клеток.

Благодаря развитию у растений проводящей и других специализированных систем стало возможным их успешное распространение на суше. Знакомые нам ландшафты зелены — ведь хлорофилл зеленый. От берега моря и до склонов гор Земля покрыта растительностью. Некоторые современные растения невелики; они растут, дают семена и отмирают за одно лето, а некоторые — всего за шесть недель. Другие отличаются гигантскими размерами, некоторые из них живут более тысячи лет. Бесспорно, что сосудистые растения успешно приспособились к жизни на Земле.

20—2. Два типа проводящей ткани — ксилема и флоэма. Эти два типа ткани образуют две непрерывные системы трубчатых структур. Трубки начинаются вблизи кончика корешка и проходят через стебель к ростку, в каждый лист, цветок и плод. На рисунке 20—1 показано строение проводящих тканей. Существует много типов клеток ксилемы. Некоторые клетки имеют заостренные концы и толстые стенки, пронизанные порами. Эти поры связывают прилегающие клетки. Другие, тоже толстостенные, клетки представляют собой короткие цилиндры без дна, приложенные концами друг к другу. Множество таких клеток образует длинную

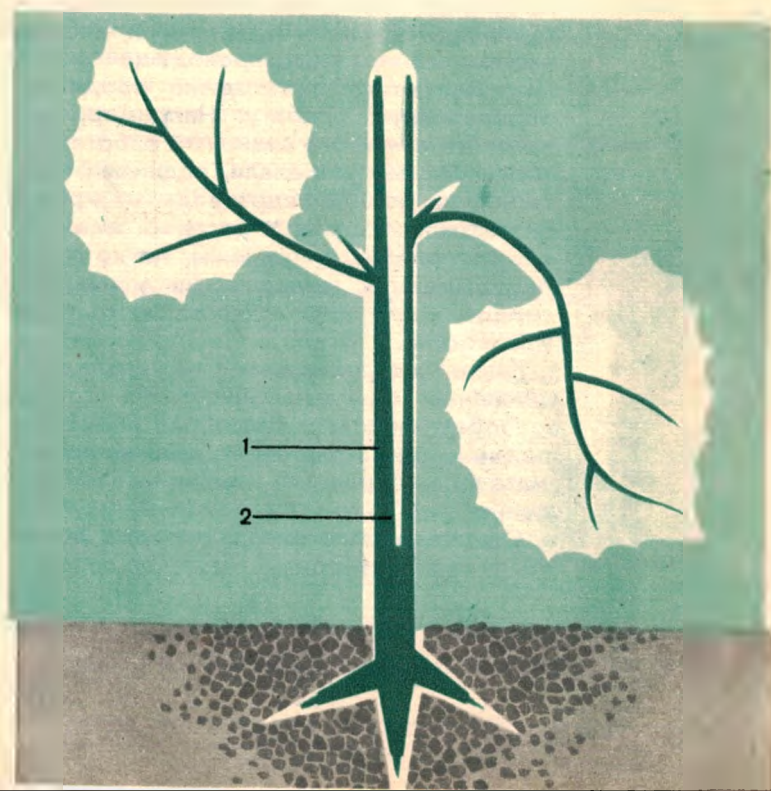
трубку. Для всех проводящих клеток ксилемы характерно следующее: к тому времени, когда они начинают служить проводящими клетками, они уже отмирают и становятся полыми. Проводящие клетки **флоэмы**, напротив, остаются живыми. Живая протоплазма тянется из одной клетки в другую через ситовидные пластинки (рис. 20—2). Какие вещества движутся по ксилеме, а какие по флоэме? Это может показать только эксперимент. Вот типичные опыты и их результаты:

1. Подействуем горячим паром на небольшой участок ствола молодого яблоневое деревца. На этом участке ствола будут убиты все живые клетки. Следовательно, клетки флоэмы не смогут больше проводить питательные вещества к корням. Однако в течение нескольких дней дерево будет жить.

2. Удалим кольцо коры со ствола такого же дерева. Ксилема останется неповрежденной. Несмотря на то что переноса питательных веществ по флоэме не происходит, листья некоторое время не вянут.

Через два-три дня корни начинают отмирать, и через неделю-две оба молодых деревца погибнут. Поскольку разрушение флоэмы приводит сначала к повреждению корней, а лишь затем листьев, мы можем сделать вывод, что питательные

20—1. Схема сосудистой системы растения, показывающая общее расположение проводящих тканей: 1 — флоэма; 2 — ксилема.



вещества переносятся вниз к корням по флоэме. Корни при повреждении флоэмы погибают потому, что они лишены питания, а затем, когда отмирают корни, прекращается ток воды вверх, к листьям. Поскольку листья живут некоторое время после того, как перестает функционировать флоэма, мы можем сделать из этих опытов косвенный вывод, что вода переносится к листьям по ксилеме.

За движением других веществ в растениях, таких, как минеральные ионы и гормоны, проследить труднее. Движение ионов по ксилеме было в 1880 г. обнаружено немецким ученым Юлиусом Саксом. В настоящее время для решения таких проблем используют метод меченых атомов (см. раздел 9—8). Меченые атомы вводят в растение в одной точке, а затем следят, как они поступают в те участки растения, где обычно накапливаются. Так как атомы радиоактивны, их присутствие можно обнаружить с помощью обычного способа обнаружения радиоактивности.

318

20—3. Перенос воды в растениях — сложная инженерная проблема. В течение всего сезона вегетации обычное дерево красного клена ежедневно испаряет около 192 ведер воды. Кукурузное поле за вегетационный сезон испаряет столько воды, что ею можно было бы залить это поле на глубину 25 см или даже больше. Чтобы растение могло выжить, эти потери воды должны восполняться.

Выполняя эти потери, растение поглощает воду с помощью корней из почвы и распределяет ее между всеми своими частями с помощью проводящей системы. Для этого необходимо проделать определенную работу. Например, для красного клена она равна той работе, которую бы вы проделали, поднимая каждый день по 192 ведра воды на крышу пятиэтажного дома. У растений имеются сосуды флоэмы и ксилемы, по которым передвигаются жидкости, но у них нет сердца, которое гонит кровь по сосудам у животных.

Какие же механизмы осуществляют движение воды в растениях?

Любая гипотеза, способная объяснить подъем воды в растениях, должна принимать во внимание все имеющиеся наблюдения.

Опишем кратко факты, которые должны учитывать теория:

1. Для подъема воды в растениях требуется значительная работа, следовательно, для ее осуществления необходима энергия.

2. Некоторые деревья достигают высоты более ста метров.

3. Скорость потери воды при испарении велика, следовательно, движение воды должно быть быстрым.

4. Вода испаряется больше всего в солнечный день и меньше всего ночью.

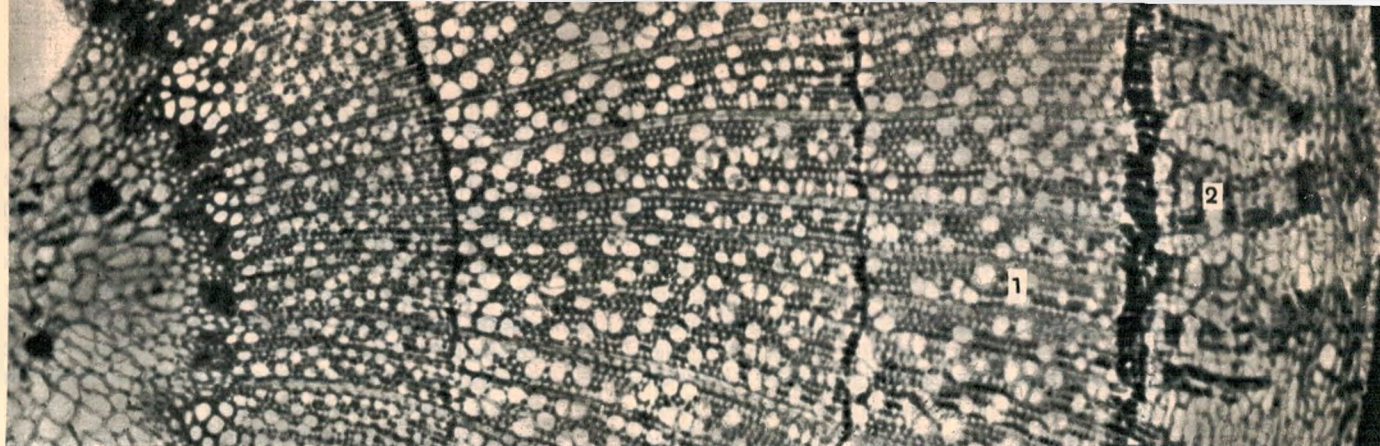
5. Ветки, удаленные с растения, могут проводить воду, хотя у них нет корней.

6. Корневое давление должно гнать воду вверх.

7. Стебель, клетки которого убиты, все же может проводить воду.

Можно предложить несколько гипотез, каждая из которых объяснит хотя бы часть наблюдений. Некоторые растения так малы, что для объяснения движения воды по этим растениям пригоден любой механизм, даже диффузия. Можно было бы думать, что подъем воды в растениях обусловлен капиллярными силами (известно, что жидкость в капиллярных трубках поднимается за счет смачивания стенок трубок водой). Однако подъем жидкости в капиллярных трубках происходит медленно и на небольшую высоту. При испарении воды в листьях создается относительный вакуум. За счет разности между атмосферным давлением и давлением в листьях вода может подниматься к листьям. Однако подъем воды за счет этой разницы давлений может происходить не больше чем на 10 м. Следовательно, с помощью этого механизма невозможно объяснить подъем воды в растениях выше 10 метров, а ведь многие деревья гораздо выше.

Движение воды в растениях можно объяснить также действием корневого давления. В экспериментах, проводимых на протяжении многих лет, было показано, что корешки развивают давление, которое колеблется от нуля до 2—3 атм. При максимальном корневом давлении вода может подниматься до высоты 30 м. Таким образом, с помощью корневого давления можно было бы объяснить движение воды у большинства растений — ведь большинство деревьев не выше 30 метров. Однако основная трудность состоит в том, что обычно корневое давление меньше всего именно в то время, когда потребность растения в воде наи-



20—2. Срез стебля, на котором видно множество плотно прилегающих друг к другу проводящих сосудов:
1 — ксилема; 2 — флоэма.

более велика. В связи с этим большинство биологов считают, что корневое давление играет лишь второстепенную роль в подъеме воды в растениях.

Одной из теорий, предложенных для объяснения движения воды в растениях, является **теория сцепления**. Согласно этой теории вода в сосудах ксилемы представляет собой непрерывный столб от корней до вершины дерева. По мере испарения воды в листьях столб воды натягивается, и больше воды поступает в корни.

Силами сцепления можно объяснить движение воды на высоту более 100 м. Более подробно эта теория будет рассмотрена в разделе 20—4.

Предложенные объяснения проведения воды в растениях приводят к некоторым довольно интересным размышлениям. Разность между атмосферным и давлением в листьях может поднять воду на высоту до 10 м. За счет действия сил сцепления вода может подняться до 100 м и выше. Следует ли из этого сделать вывод, что в различных растениях используются различные механизмы для подъема воды к листьям? Самым простым было бы предположение, что во всех растениях действует один и тот же механизм. Поскольку эта гипотеза самая простая, она наиболее желательна. Любая сила, которая может поднять воду к вершине секвойи, дугласовой пихты или эвкалипта, достигающих высоты более 100 м, может действовать и в гораздо меньших растениях. Использование одного механизма в мелких растениях, а другого в крупных — это более сложная гипотеза, и поэтому ее следует использовать лишь в том случае, если неверной окажется более простая гипотеза.

20—4. Теория сцепления. В настоящее время это наиболее общепринятая теория. Так как эта теория, по-видимому, лучше всего объясняет подъем воды в высоких деревьях, мы рассмотрим ее детально. Во-первых, рассмотрим роль листьев в переносе воды. Лист состоит из зеленых клеток и прилегающих к ним больших воздушных пространств, которые связаны с устьицами. Благодаря такому строению листа поверхность многих клеток подвержена действию испарения. Вода движется через лист от ксилемных трубок через стенки зеленых клеток. По мере того как эта вода испаряется, листья начинают тянуть колонку воды, которая заполняет проводящие клетки ксилемы. Сила натяжения эквивалентна приблизительно давлению в 30 атм.

319

Давайте теперь рассмотрим роль корней в транспорте воды. Почвенная вода попадает в корни через корневые волоски, расположенные на небольшом участке вблизи кончика корня. Так как концентрация неорганических веществ в клетках корня больше, чем их концентрация в прилегающей почве, то больше молекул воды входит в корень, чем выходит из него. Короче говоря, корешки поглощают воду за счет процесса осмоса. Вода движется за счет осмоса через корневые клетки к ксилеме.

Мы показали, что корни подают воду к нижнему концу ксилемы и силы, создающиеся в результате испарения воды из клеток листа, тянут воду из ксилемных трубок к листьям. Таким образом, вода движется вверх в виде непрерывного столба от корней к листьям. Согласно этой точке зрения длинный вертикальный столб воды тянется вверх не прерываясь. Предполагается, что сцепление — сила,

которая связывает молекулы воды друг с другом, — предохраняет этот столб от разрыва.

Известно, что существуют силы притяжения, которые связывают молекулы воды друг с другом. Силу этого сцепления, или притяжения, можно измерить экспериментально, хотя для этого требуется специальное оборудование. Проведенные измерения показывают, что силы сцепления, удерживающие вместе молекулы воды, по крайней мере в 4—5 раз больше, чем сила, необходимая для перемещения воды вверх по ксилеме. Это заставляет нас поверить, что столб воды может подниматься не разрываясь.

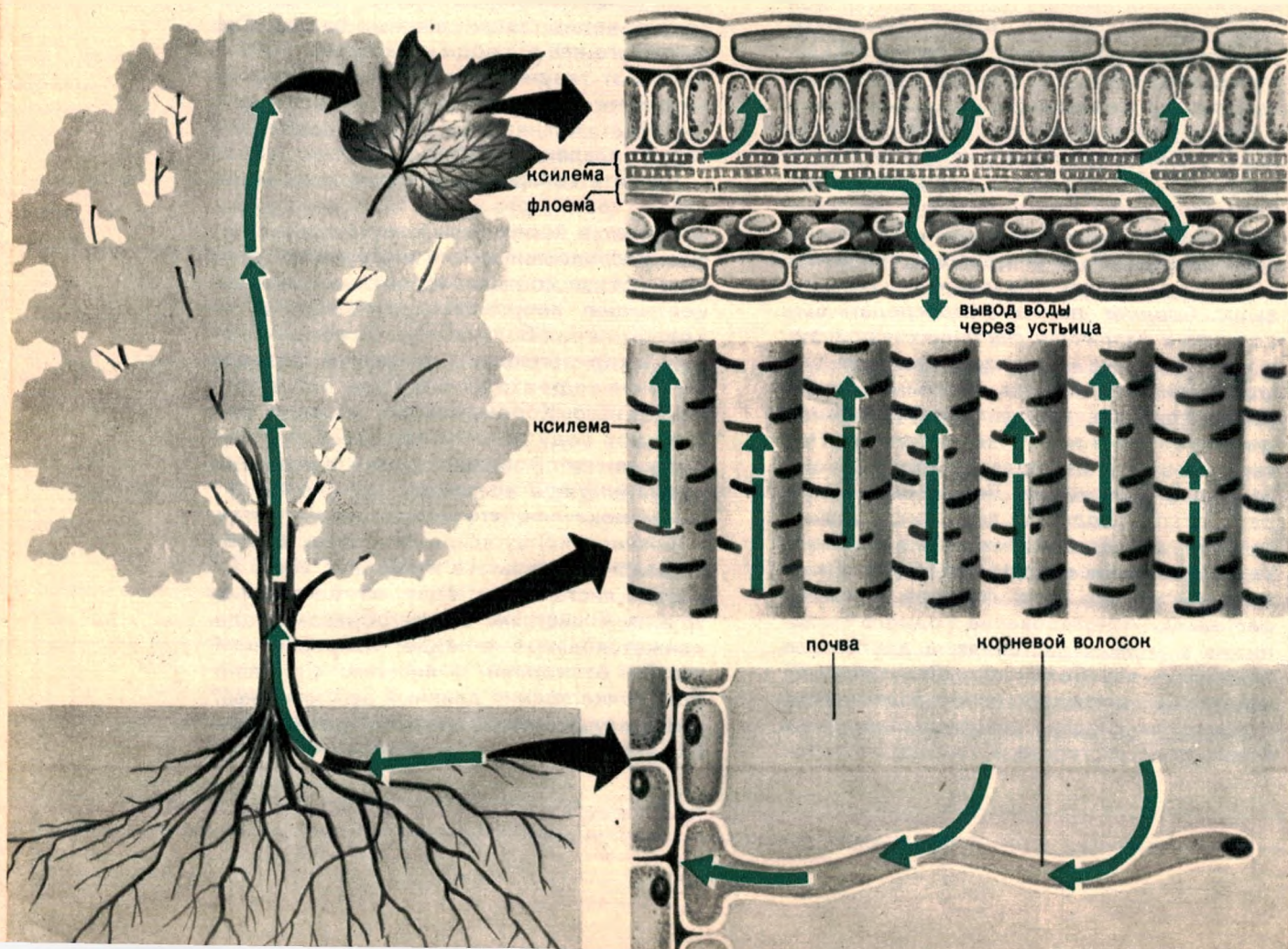
Основные положения этой теории суммированы на рис. 20—3. Испарение происходит под действием лучистой энергии Солнца. При испарении стенки клеток листа теряют воду. В результате этого вода движется в клетки листа из ксилемы. Вода, оставшаяся в ксилеме, находится под действием натяжения и движется вверх. Больше воды доставляется корнями к ос-

нованию ксилемного пучка, так что вода движется в виде неразрывного столба от корней к листьям. Это движение воды может быть чрезвычайно быстрым, для этого процесса требуются лишь омертвевшие клетки ксилемы.

20—5. Флоэма — проводник органических веществ. По флоэме происходит перенос сахаров и других органических веществ. Главные проводящие клетки этой ткани представляют собой ситовидные трубки — живые клетки с разделяющими их ситовидными перфорированными пластинками, описанные ранее.

Питательные вещества необходимо перенести к органам, которые не способны сами их синтезировать, но нет необходимости переносить их так же быстро, как и проводить воду. Так как перенос по флоэме может идти с меньшей скоростью, вы можете подумать, что его легче объяснить, чем перенос по ксилеме. Однако это не так. Движение веществ по флоэме более трудно объяснить. Прежде всего, для проведения веществ по флоэ-

320 20—3. Строение дерева. Путь движения воды показан в соответствии с теорией сцепления.



ме используются живые клетки, в противоположность мертвым, полым клеткам ксилемы. Теперь вы уже твердо знаете, что эксперименты с живыми клетками более сложны, чем эксперименты с неживыми веществами. Кроме того, флоэма может проводить одни вещества снизу вверх, другие сверху вниз, а некоторые в обоих направлениях. Поэтому механизм проведения веществ по флоэме все еще является предметом споров среди биологов, и никто еще не может дать ему вполне удовлетворительное объяснение. Перенос веществ по флоэме, вероятно, обусловлен комбинированным действием многих механизмов.

● *Проводящая система необходима для всех сложных растений, но особенно для наземных растений. Вода и минеральные вещества, поглощенные из почвы, переносятся по всем частям растения по ксилеме—ткани, построенной в основном из толстых стенок мертвых, полых клеток. Сахара и другие органические соединения распространяются большей частью по флоэме — ткани, состоящей из живых клеток.*

Из нескольких возможных объяснений процесса подъема воды в высоких деревьях в настоящее время наиболее принятой является теория сцепления. Испарение воды из листа создает тягу во всем непрерывном столбе воды в ксилеме. По мере того как столб воды движется вверх, больше воды поставляется в растение корневыми клетками.

Движение органических веществ по флоэме объяснить более трудно.

◆ Проверьте себя

1. Почему эффективно действующая проводящая система необходима для успешного продвижения высших растений на сушу? 2. Чем отличается ксилема от флоэмы? Какие функции они выполняют? 3. Что случится с деревом, если все столбики воды в сосудах ксилемы будут разорваны? 4. Что такое натяжение? Приведите пример.

Проводящая система у животных

20—6. Перенос веществ — проблема, возникающая у сложных организмов. Как вы помните, примитивным гетеротрофом мы назвали отдельную клетку, окружен-

ную органическими веществами, которые могут быть использованы для питания. Одиночная клетка не нуждается в проводящей системе, поскольку она мала и может получать пищу за счет диффузии веществ через клеточную оболочку. В известном смысле вся внешняя среда, окружающая клетку, функционирует как ее проводящая система, потому что она служит переносчиком пищи и отходов.

Клетки простейших находятся в тесном контакте с окружающей средой, химические вещества, необходимые для их жизнедеятельности и роста, могут поступать в них прямо из внешней среды. Эти вещества переносятся из одной части в другую посредством простой диффузии (см. раздел 5—13). Например, у такого одноклеточного организма, как парамеция, пищеварительные вакуоли переносят питательные вещества, а затем продукты, образующиеся при их переваривании, во все участки клетки.

Наиболее простые многоклеточные животные, так же как и простейшие, не имеют специальных сосудов для движения жидкости, находящейся внутри организма. Так, у плоских червей клетки из внутренних слоев тела могут поглощать питательные вещества и кислород и выделять углекислый газ и другие шлаки непосредственно во внешнюю среду, так как они близко соприкасаются с ней.

При развитии крупных многоклеточных организмов питательные вещества, вода и кислород не могли уже поступать в клетки с помощью одной диффузии. Вероятно, прошли миллионы лет, прежде чем у животных развилась сосудистая система, которая служила для переноса необходимых жидкостей и питательных веществ к клеткам.

Кто-то заметил, что каждая клетка внутри многоклеточного организма имеет собственный «водный фронт». Клетки окружены водной средой, в которой находятся вещества, необходимые для жизни. Водная среда таких клеток, находящаяся внутри организма, называется **внутренней средой**. Она обычно совершенно отлична от наружной среды организма.

Внутренняя среда, необходимая для функционирования клеток, представляет собой жидкость, которая течет по проводящей системе. У животных эта жидкость обычно называется **кровью**.

20—7. Два основных типа кровеносных систем. Некоторые беспозвоночные, такие, как например улитка и кузнечик, имеют **открытую кровеносную систему** (цветн. табл. 25), в которой кровеносные сосуды ведут от одного или нескольких сердец к открытым, неправильной формы пространствам в тканях. В этих пространствах, называемых синусами, кровь движется медленно и происходит обмен веществами между кровью и омываемыми ею клетками. Кровь в конце концов попадает в собирающие сосуды, которые впадают в сердце. Так как кровь не всегда замкнута внутри сосудов, эту систему называют открытой кровеносной системой.

322 Большинство крупных, сложно организованных животных обладают специализированными системами кровеносных сосудов. Наиболее простая **замкнутая кровеносная система** состоит из сокращающегося мышечного сердца, которое гонит кровь по сосудам, обладающим мышечной стенкой и называемым **артериями**, в тончайшие разветвления сосудов, называемые **капиллярами**. Из капилляров на своем пути обратно в сердце кровь проходит через сосуды, называемые **венами**.

Таким образом, в этой системе перенос жидкости происходит через замкнутую систему трубок. Сердце, артерии и вены связаны с механическим перекачиванием крови по телу, а через стенки капилляров происходит чрезвычайно важный обмен веществами между кровью и клетками (цветн. табл. 25).

Замкнутая система обнаружена у кольчатых червей, например у дождевого червя, и у некоторых моллюсков. Замкнутая кровеносная система характерна также для позвоночных. Все позвоночные животные имеют замкнутую кровеносную систему.

Обе эти системы, открытая и закрытая, сходны в том, что кровь доставляет питательные вещества, являющиеся источником энергии, к клеткам и уносит из них ненужные продукты обмена. Между этими системами имеется одно важное и существенное отличие. В открытой кровеносной системе кровь движется медленно. Обычно такой системой обладают организмы, которым, в соответствии с образом жизни, не нужны большие количества пищи и кислорода. В закрытой

кровеносной системе кровь движется быстрее. Такая система характерна для крупных животных, нуждающихся в большом количестве питательных веществ и кислорода. Быстрое движение крови необходимо для быстрого обмена питательных веществ, кислорода и вывода ненужных продуктов обмена. Развитие различных видов проводящих систем имело огромное эволюционное значение и было весьма ценным для адаптации животных. В частности, закрытая система обеспечивает большую свободу передвижения животных в окружающей внешней среде.

20 — 8. Кровь — сложная субстанция. Кровь состоит из различных клеток, которые находятся в жидкой среде — плазме. **Плазма** представляет собой смесь множества неорганических и органических веществ, растворенных в воде. В плазме содержатся, например, различные виды белков крови, которые поддерживают постоянным содержание воды в крови и, кроме того, выполняют важные специальные функции. Так, некоторые из них вызывают свертывание крови; другие, называемые антителами, помогают организму бороться с болезнетворными микроорганизмами. Плазма содержит также аминокислоты, простые сахара, жиры и другие вещества, используемые клетками. Кроме того, в плазме находятся образующиеся в клетках продукты обмена, такие, как мочевины и углекислый газ.

В крови обычно находятся форменные элементы — красные кровяные тельца, или эритроциты, белые кровяные клетки и кровяные пластинки. Эритроциты наиболее многочисленны: в каждом кубическом миллиметре крови их содержится около 5 миллионов. У взрослого человека эритроциты образуются в костном мозге, находящемся в центральных полостях костей. В процессе образования эритроцит теряет ядро. Красные кровяные клетки, не содержащие ядра, часто называют тельцами. В них находится большое количество гемоглобина — белка, имеющего огромное значение для переноса кислорода и углекислого газа кровью.

Белые кровяные клетки (а их несколько типов) образуются главным образом в костном мозге, лимфатических узлах (см. раздел 20 — 16) и селезенке — продолговатом органе красного цвета, рас-

положенном около желудка. Кубический миллиметр крови обычно содержит 8 000 — 10 000 белых клеток. Все белые кровяные клетки имеют по крайней мере одно ядро, а некоторые и больше. Главная функция этих клеток — защита организма от инфекции и болезней. Белые кровяные клетки способны захватывать и поглощать бактерии. Белые клетки используют бактерии в пищу и при этом разрушают их. Некоторые простейшие добывают пищу так же, как и белые кровяные клетки.

При инфекции, например пневмонии, число белых клеток сильно увеличивается. Они разрушают бактерии, помогая организму бороться с болезнью.

Гной, который образуется в инфицированных ранах, состоит главным образом из белых клеток, погибших в борьбе с бактериями.

Кровяные пластинки гораздо меньше, чем эритроциты и белые кровяные тельца. Они содержат фермент, который играет ключевую роль в процессе свертывания крови.

20—9. Первые исследования кровообращения. Исследования Вильяма Гарвея (1578—1657), английского врача, положили основу нашим знаниям о кровеносной системе. Он изучал анатомию в Падуанском университете, в Северной Италии. В те времена считали, что анатомическое строение кровеносной системы свидетельствует о том, что кровь течет от сердца и к сердцу по одним и тем же сосудам. Гарвей учили, что ток крови подобен приливу и отливу на морском берегу.

Однажды учитель Гарвея Фабрициус показал ученикам некие тонкие, напоминающие створки образования, которые он обнаружил в сердце и венах человека и некоторых более низкоорганизованных животных. Вильям Гарвей, в то время еще студент, заинтересовался функцией этих образований. Почему-то они заставили его усомниться в правильности того, что он учил о движении крови. Это побудило его начать исследования кровеносной системы. В течение многих лет после окончания университета Гарвей оперировал множество живых животных — «жаб, лягушек, змей, рыб, крабов, креветок, улиток, устриц». Он наблюдал за работой сердца у этих животных и изменениями его цвета при сокра-

щениях и расслаблениях. На основе этих наблюдений Гарвей решил, что сердце служит насосом. Он полагал, что сердце гонит кровь в артерии, которые затем разносят кровь к органам, а вены несут ее обратно к сердцу.

Таким образом, Гарвей предположил, что кровь не оттекает и притекает к сердцу по одним и тем же сосудам, а циркулирует.

Одним из наиболее простых и ясных аргументов, подтверждающих его гипотезу, было объяснение роли напоминающих створки структур, которые Фабрициус обнаружил в сердце и венах. Гарвей назвал эти тонкие образования **клапанами**. На рисунке 20—4 показано, как Гарвей установил, что кровь циркулирует, наблюдая за тем, как действуют клапаны в венах руки.

В пояснении к рисунку использованы собственные слова Гарвея, поэтому, изучая диаграмму, вы можете проследить за его аргументацией.

Используя тонкий инструмент, Гарвей зондировал вены и убедился, что зонд мог двигаться в одном направлении, но не мог двигаться в другом. Он решил, что если клапаны мешают зонду двигаться в обоих направлениях, то они препятствуют движению крови в обоих направлениях. Клапаны препятствуют движению крови в обратном направлении (т. е. от сердца) по венам, следовательно, кровь не может двигаться в таком направлении по системе, включающей вены.

Поглощенный этой идеей, Гарвей делал срезы через вены и артерии у живых животных. Когда он наблюдал перерезанные артерии, ему бросилось в глаза следующее. Во-первых, большая часть крови вытекала из того участка перерезанной артерии, который находился ближе к сердцу. Во-вторых, кровь выбрасывалась ритмическими толчками. Напротив, при перерезке вен большая часть крови вытекала из участка, более далекого от сердца, и кровь лилась ровным потоком, а не была прерывистой струей.

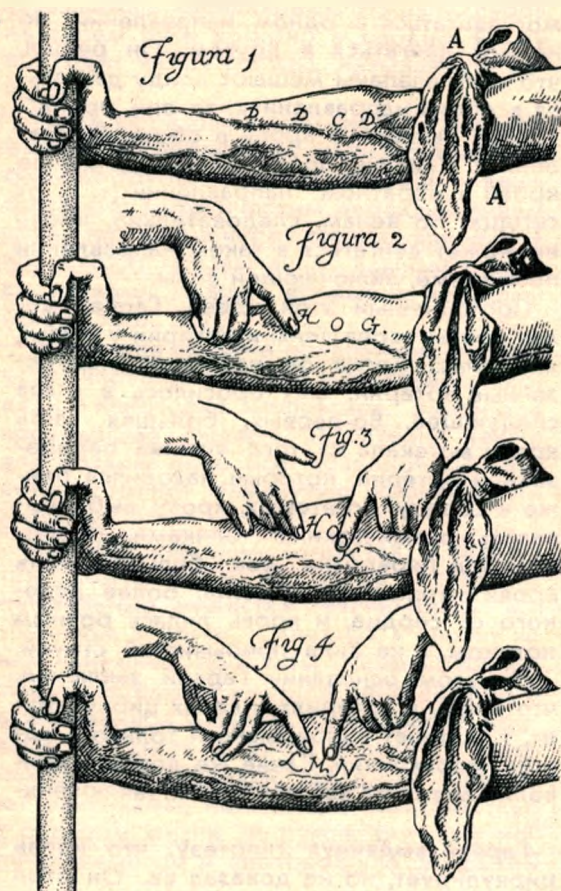
На этом основании Гарвей заключил, что кровь в артериях и венах циркулирует, т. е. течет непрерывно и только в одном направлении. Какие же доводы привели Гарвея от наблюдений к заключению?

Гарвей выдвинул гипотезу, что кровь циркулирует, но не доказал ее. Он знал

теперь, что кровь движется к данному органу по артериям и оттекает от него по венам; но он не знал, как кровь переходит из артерий в вены. Он мог видеть, что артерии ветвятся и становятся все

20—4. Здесь словами самого Гарвея даны объяснения того, как функционируют клапаны. «Перевяжите руку выше локтя (АА, рис. 1). Вдоль вен будут прощупываться некоторые крупные узлы, или вздутия (D, D, C, D), причем не только в тех местах, где в одну вену впадает другая (Е), но и там, где такого впадения не происходит (С, D), — эти узлы образованы клапанами. Если выдавливать кровь из той части сосуда, которая расположена выше клапана, от Н к О (рис. 2), то кровь не будет поступать из верхней части сосуда в нижнюю, а сосуд выше клапана будет вздуваться (О, G). Если теперь положить палец другой руки на расширенную часть вены выше клапана О (рис. 3) и пытаться продавливать кровь вниз, то окажется, что невозможно заставить кровь пройти вниз через клапан или вне клапана. Если зажать один участок вены кончиком пальца (рис. 4), а другим пальцем гнать кровь вверх через следующий клапан (N), вы обнаружите, что эта часть вены становится пустой (L, N). Очевидно, что кровь движется от нижней части сердца к верхней».

324



меньше и меньше, а вены, соединяясь друг с другом, становятся все больше. Он предполагал, что должна быть какая-то связь между концами тончайших артерий и началом вен, но не мог ее обнаружить. У Гарвея не было даже примитивного микроскопа, который стал доступен исследователям в следующие десятилетия.

В XVII столетии итальянский ученый Марчелло Мальпиги обнаружил связь между артериями и венами. Наблюдая в грубый микроскоп кровеносные сосуды легкого лягушки, Мальпиги увидел, что кровь из мелких артерий попадает в еще более мелкие сосуды, которые мы теперь называем капиллярами. Он увидел также, что другими концами капилляры связаны с венами. Теперь гипотеза о непрерывной циркуляции крови получила окончательное подтверждение.

Гарвей, не имевший микроскопа, сделал все что мог. Он знал, что соединение артерий и вен должно существовать, но в науке сильная вера — это еще не факт. Гарвей никогда не смог бы доказать свою теорию циркуляции: из всех гениев ни один не смог бы увидеть капилляры без помощи микроскопа. Мальпиги с помощью нового научного прибора доказал теорию Гарвея. Теперь уже циркуляция крови была принята как факт, а не как теория. Сегодня для всех нас тот факт, что кровь циркулирует, совершенно очевиден, но до Гарвея и Мальпиги эта идея была неслыханной.

● Многоклеточные организмы, отличающиеся значительными размерами и подвижностью, обладают кровеносной системой. У некоторых животных кровь выходит из артерий в большие синусы. Кровь медленно движется между клетками и в конце концов достигает сердца. Такую систему называют открытой кровеносной системой. У других животных, например у дождевого червя, и человека кровь всегда находится в артериях, венах и капиллярах. Такая система называется закрытой кровеносной системой.

Закрытая кровеносная система переносит химические вещества по многоклеточному организму к индивидуальным клеткам. Все, что клетки получают и выделяют, движется по крови. Кровь

движется по замкнутому кругу. Сердце нагнетает кровь в артерии, затем она попадает в капилляры, где происходит обмен веществами между кровью и клетками, а затем проходит в вены, которые несут ее обратно в сердце.

◆ Проверьте себя

1. Каковы основные функции кровеносной системы? 2. Каковы процессы обмена между кровью и клетками, которые происходят в капиллярах, в венах, в артериях, в сердце? 3. Кровь состоит из жидкой и твердой части. Из чего состоит твердая часть крови? Каковы функции ее жидкой части? 4. Сравните открытую и закрытую кровеносные системы. В чем они сходны по своим функциям? 5. Каков вклад Мальпиги в наши знания о кровообращении?

Деятельность кровеносной системы и ее регуляция

20 — 10. Сердце и регуляция сердечной деятельности. Почти вся кровь в нашем теле заканчивает один кругооборот, от сердца к тканям и обратно к сердцу, менее чем за одну минуту. Сердечная мышца поставляет большую часть энергии для движения крови. Для того чтобы происходило движение крови, сердце совершает около 100 000 биений в день.

Сердце расположено между легкими, несколько спереди них, в наполненном жидкостью соединительнотканном мешке. Этот мешок, называемый перикардом, предохраняет сердце от повреждений, которые могло бы вызвать трение об окружающие органы.

Сердце человека разделено на четыре камеры: две верхние, называемые **предсердиями**, и две нижние, называемые **желудочками**. В сердце имеется четыре клапана — между правым предсердием и правым желудочком, между левым предсердием и левым желудочком и по одному клапану у входа в крупные артерии, выходящие из обоих желудочков. Клапаны имеют важное значение, так как они регулируют направление, по которому кровь течет через сердце. В нормально работающем сердце кровь может течь только из вен в предсердия, из предсердий в желудочки и из желудочков в артерии (цветн. табл. 26). Из сердца выходит легочная артерия, несущая кровь к легким, и аорта, несущая кровь во все остальные части тела.

Возможно, вы видели змею или рыбу после того, как у нее отрублена голова, и могли убедиться, что сердце все еще продолжает биться. Вы знаете, что ваше сердце бьется быстрее, если вы испуганы или рассержены. Такого рода наблюдения заставляют нас задуматься над тем, что поддерживает и контролирует работу сердца. Вильям Гарвей также интересовался этим вопросом. Он изучал множество животных и всегда убеждался, что сердце бьется как будто само по себе, без внешней стимуляции.

Если изолировать сердце лягушки, оно может биться несколько часов. Если же поместить его в подходящую питательную среду, оно может биться месяцами. Даже маленькие кусочки сердечной мышцы могут сокращаться.

Эти опыты подтверждают наблюдения Гарвея о том, что сокращения сердца являются врожденным свойством его ткани, результатом ритмических импульсов или движений, возникающих в клетках сердечной мышцы. Эти импульсы возникают в специализированной мышечной ткани, находящейся в правом предсердии. Эта ткань — атрио-вентрикулярный узел — задает ритм сокращений, и отсюда, из предсердия, они распространяются по всей сердечной мышце. В результате волны сокращений проходят через желудочки. Сокращения происходят очень быстро, и соответственно кровь быстро и полностью переходит из предсердий в желудочки, а затем из желудочков в артерии. Распространение импульсов происходит по нервным волокнам.

Хотя сокращения сердца являются врожденными, скорость и сила сокращений с замечательной точностью контролируются извне. Таким образом, количество крови, которое выбрасывается сердцем, полностью удовлетворяет потребность тканей в крови.

Регуляция деятельности сердца осуществляется при участии нервных волокон, передающих на сердце импульсы, а также с помощью химических веществ, находящихся в крови, например углекислого газа и кислорода. Главными нервами, участвующими в регуляции сокращений сердца, являются ветви блуждающего нерва и две группы нервов, вызывающих учащение и ослабление сердцебиений (цветн. табл. 26). Возбуждение блуждающего нерва вызывает замедление со-

кращений, в то время как импульсы от ускоряющих нервов заставляют сердце биться быстрее и с большей силой. Регуляция сердечной деятельности позволяет поддерживать постоянство внутренней среды, обеспечивает соответствие между количеством крови, нагнетаемой в сосудистую систему в единицу времени, и уровнем обмена веществ в организме.

20—11. Как нервная система влияет на скорость сокращений сердца. В 1921 г., изучая влияние блуждающего нерва на скорость сокращений сердца, Отто Леви обнаружил, что при возбуждении блуждающего нерва в его окончаниях освобождается химическое вещество, которое и вызывает замедление сокращений. За эту работу он был удостоен Нобелевской премии.

О. Леви поставил следующий опыт. Сердце вместе с блуждающим нервом удаляли из тела лягушки. Изолированное сердце помещали в камеру, которая содержала жидкость, не влияющую на скорость сокращения сердца. При возбуждении блуждающего нерва возникали импульсы, которые заставляли сердце биться медленней и, наконец, остановиться. Жидкость из этой камеры перемещали во вторую камеру, в которой находилось сокращающееся сердце лягушки с отсеченными нервами. Сокращения этого второго сердца также замедлялись и прекращались. Какой вывод можно сделать на основании этих наблюдений? Леви пришел к выводу, что при раздражении блуждающего нерва освобождается химическое вещество, которое попадает в жидкость в первой камере. Когда эту жидкость переносят в другую камеру, содержащееся в ней вещество оказывает на второе сердце такое же действие, как и на первое. Этим веществом оказался ацетилхолин — соединение, которое играет важную роль в функционировании некоторых нервов.

Гормон, выделяемый ускоряющими нервами, оказался адреналином. Он вырабатывается главным образом надпочечниками (см. раздел 22—6). Адреналин, выделяемый ускоряющими нервами, увеличивает частоту сокращений.

На деятельность сердца влияют также многие другие факторы. Скорость сердечных сокращений меняется при изменении содержания углекислого газа в крови. Кроме того, на частоту сокращения сердечной

мышцы могут влиять и некоторые лекарственные вещества (например, кофеин); гормоны (например, адреналин), изменение концентрации ионов калия и кальция, изменение температуры.

20—12. Кровяное давление и скорость течения крови. Сокращение желудочков приводит к выталкиванию крови в легочную артерию и аорту. Кровь попадает в артерии под таким давлением, что эластичные стенки сосудов растягиваются. Давление в артериях постепенно возрастает к тому моменту, когда заканчивается сокращение желудочков и полулунные клапаны между артериями и желудочками захлопываются. Так как клапаны закрылись, кровь не может попасть обратно в сердце. Растянутые стенки артерий сокращаются, и кровь под давлением начинает двигаться вперед.

Мы отмечали, что кровь вытекает из сердца толчками, каждый такой толчок связан с сокращением желудочков. Если вы дотронетесь до находящихся прямо под кожей артерий на запястье или на виске, то сможете почувствовать пульс, т. е. колебания стенки артерии, связанные с колебаниями давления при каждом сокращении. Вследствие потерь за счет трения это давление убывает по мере удаления крови от сердца.

При нормальных условиях общее кровяное давление поддерживается довольно постоянным. Если создаются условия, при которых кровяное давление на продолжительное время повышается или понижается, то здоровье может ухудшиться. Давление должно поддерживаться на достаточно высоком уровне, чтобы проталкивать кровь через капилляры, несмотря на сопротивление, вызванное трением. Обмен веществами между клетками и кровью в капиллярах не мог бы происходить, если бы не было этого давления. С другой стороны, чрезмерно высокое давление вызывает много вредных последствий. Одним из них является разрыв кровеносных сосудов. Особенно опасен разрыв сосудов в таких чувствительных тканях, как, например, мозг. Даже небольшое количество кровоизлияний может надолго повредить или даже убить клетки мозга.

Вены — кровеносные сосуды, которые возвращают кровь от капилляров, — имеют огромное значение во всей системе циркуляции. Энергии сокращений сердца

недостаточно, чтобы заставить кровь двигаться по венам. Большая часть исходного давления расходуется при трении крови о стенки артерий и капилляров. Течение крови по венам обеспечивается за счет других сил. Одной из таких сил является сила тяжести, которая обеспечивает течение крови к сердцу из области головы. В других частях тела кровь движется по венам благодаря сокращениям скелетных мышц, через которые проходят вены. Большая часть венозных сосудов имеет клапаны, створчатое строение которых пробудило в свое время любознательность Гарвея. Они позволяют крови течь только в одном направлении — от капилляров к сердцу (цветн. табл. 26). Все эти приспособления, обеспечивающие ток крови по венам к сердцу, не так совершенны, как те механизмы, что проталкивают кровь через артерии к капиллярам.

Если вы постойте спокойно минут десять, кровь начнет скапливаться в венах ваших ног и нижней части тела. Вы можете даже почувствовать, как теряете сознание, потому что подача крови к вашему мозгу уменьшается. Вы почувствуете себя лучше, если сядете или начнете двигаться. Уменьшение влияния силы тяжести или сокращение мышц заставляют кровь двигаться по венам к сердцу и циркулировать по телу.

Для регуляции нормального тока крови ко всем тканям тела большое значение имеют изменения просвета кровеносных сосудов. Артерии и вены, особенно их мелкие ветви, изменяются в размерах при изменении условий среды или активности организма. Эти изменения осуществляются различными способами. Например, нервные импульсы могут вызвать сокращение и расслабление кольцевых мышц в стенках артерий. Мельчайшие артерии, находящиеся вблизи капилляров, чувствительны также к химическим изменениям. Например, при увеличении концентрации углекислого газа в крови мышцы артерий расслабляются.

Когда артерии расширены, по ним может двигаться больше крови и, следовательно, ускоряется удаление избытка углекислого газа.

Когда артерии и вены сокращаются или расслабляются, приток крови в капилляры уменьшается или увеличивается. Капилляры сами по себе не могут контролировать приток крови. Капилляры могут из-

меняться в размерах лишь при изменениях притока крови к ним. Они растягиваются при увеличении тока крови и сокращаются при его уменьшении.

Давление крови в артериях повышается, если человек испуган, находится в состоянии нервного напряжения или занимается физическими упражнениями. В этих условиях возникают сложные реакции, включаются специальные регулирующие механизмы в дополнение к стимуляции посредством нервов и химических факторов. Одной из наиболее известных приспособительных реакций организма в подобных условиях является секреция адреналина. Адреналин образуется в надпочечниках, расположенных у верхнего края почек, и освобождается в кровь. Если в кровяное русло ввести большие дозы адреналина, это вызывает сокращение мелких артерий пищеварительного тракта и кожи. Кровь, таким образом, оттекает от этих тканей и подается к мышцам. При этом увеличивается работоспособность мышц. В общем, надпочечники играют важную роль в подготовке организма к ответной реакции на резкие, так называемые стрессовые воздействия внешней среды.

327

Например, когда лев преследует антилопу, изменения нервных импульсов и освобождение адреналина увеличивают подачу крови и скорость работы мышц антилопы. Увеличивающийся приток сахаров и кислорода способствует сокращениям мышц антилопы и помогает ей спастись. Если лев вспорет кожу антилопы, потеря крови будет незначительной в связи с тем, что артерии, лежащие вблизи кожи, сокращены. Все эти реакции способствуют мобилизации защитных сил животного. Исследователи полагают, что такого же типа ответные реакции возникают и у человека, оказавшегося в условиях чрезвычайной опасности или эмоционального напряжения.

● Большая часть отделов кровеносной системы связана с механическими проблемами переноса веществ. Сердцебиения возникают в сердце, но регулируются при помощи нервов и химических веществ, находящихся в крови. Благодаря регуляции сокращений сердца и функционированию артерий и вен поддерживается постоянное движение крови ко всем тканям и клеткам тела.

◆ Проверьте себя

1. Где возникают сокращения сердечной мышцы?
2. Каким путем нервы изменяют скорость сокращений сердца? Как Леви показал это?
3. Что происходит с артериями при сокращении желудочков?
4. Опишите, как кровь движется по венам.
5. Изменения просвета кровеносных сосудов способствуют регуляции тока крови. Каким образом осуществляются эти изменения?

Гомеостаз и внутренняя среда организма

20—13. Что такое гомеостаз. Способность высших организмов поддерживать постоянство внутренней среды называется гомеостазом. Кровеносная система у человека и других животных поддерживает эти сбалансированных внутренних условий, даже если внешние условия подвергаются изменениям. Концепция внутренней среды организма была впервые выдвинута около 1850 г. французским биологом Клодом Бернаром. Он видел, что способность животных поддерживать постоянство внутренней среды делает их более независимыми от внешних условий по сравнению с одноклеточными организмами и даже высшими растениями.

Как жидкости вне клеток, так и внутриклеточные жидкости и входящие в состав клеток вещества тонко регулируются в тех узких пределах, которые необходимы для поддержания жизни. Сейчас мы эту способность к регуляции называем гомеостазом.

Чтобы поддерживать постоянство внутренней среды, человек должен реагировать на любые изменения внешних условий, которые способны привести к изменению внутренней среды. В организм должны поступать пища, вода и кислород для поддержания и сохранения тканей, после того как рост их прекратился. Кроме того, пища служит источником энергии для жизнедеятельности, например для мышечных сокращений и поддержания постоянной температуры тела. После поступления пищи в организм регуляторные механизмы обеспечивают поддержание баланса питательных веществ между клетками.

Например, если съедено слишком много сахара или жира, эти вещества либо откладываются на будущее, либо удаляются из организма.

Организм должен также приспосабливаться к многим неблагоприятным изменениям среды. Если животное подвергается действию чрезмерного нагрева, холода, света, темноты или испытывает боль, возникает бесчисленное множество реакций, компенсирующих соответствующее воздействие внешней среды. Чтобы противостоять изменениям внешней среды, клетки окружены относительно стабильной внутренней средой. Если тело утрачивает способность поддерживать эти стабильные условия, клетки не могут нормально функционировать. Если возвращение к исходным стабильным условиям не происходит, организм может погибнуть.

20—14. Тканевая жидкость — внутренняя среда организма. Кровеносная система способствует поддержанию постоянства внутренней среды клеток в тех узких пределах, которые необходимы для жизни. Исследуем теперь эту внутреннюю среду.

Тканевая жидкость очень сходна с плазмой крови, хотя и содержит гораздо меньше белка. Обычно трудно собрать достаточный объем тканевой жидкости для исследования, так как она накапливается лишь в патологических условиях. Такое ненормальное накопление жидкости наблюдается, например, тогда, когда вы обожгли кожу или натерли волдырь. Поверхность кожи приподнимается в связи с накоплением под ней светлой водянистой тканевой жидкости. Мы можем выяснить кое-что о составе тканевой жидкости, анализируя жидкость, взятую из обожженного участка кожи, но уже то, как она получена, свидетельствует о том, что она не может быть совершенно такой же, как нормальная тканевая жидкость. В нормальных условиях тканевая жидкость распределена равномерно по всей ткани и в столь малых количествах, что мы не можем непосредственно изучать ее.

Поэтому наши знания об этой важной части внутренней среды являются неполными.

Откуда берется тканевая жидкость? На этот вопрос можно лучше всего ответить, изучая капилляры. Капилляры настолько узки, что кровяные тельца едва протискиваются по ним. Однако капилляров так много, что суммарная поверхность их много больше, чем у всех других кровеносных сосудов, вместе взятых.

Датский физиолог Август Круг в начале 1920-х годов подсчитал общую площадь

капилляров, для чего им были измерены размеры отдельных капилляров и установлено их общее число путем подсчета капилляров в различных тканях. Было найдено, что капилляры имеют площадь поверхности, в несколько тысяч раз большую, чем вся поверхность тела. Действительно, если стенки капилляров одного человека собрать вместе в виде полосы ткани шириной в 1 фут (30,5 см), то эта полоса будет длиной свыше 12 миль (1 миля около 1,5 км). Конечно, эта полоса будет необычайно тонкой. Если вы скатаете эту 12-мильную полосу ткани из стенки капилляров в один рулон, он будет не толще обыкновенного карандаша (см. цветн. табл. 25).

Многие из веществ, содержащихся в плазме крови, могут проходить через эти тонкие стенки сосудов. Давление крови в капиллярах продавливает плазму через стенки сосудов в пространстве между клетками тканей. Эта профильтрованная плазма и есть тканевая жидкость, через которую клетки и кровь обмениваются веществами. Тканевая жидкость затем несколько видоизменяется за счет жизнедеятельности клеток ткани.

Между кровью и тканями поддерживается обмен жидкостью. Если в тканях накопилось слишком много жидкости, избыток ее может переходить в кровь через вторую систему проводящих сосудов, а именно через лимфатическую систему. Если тканевая жидкость попала в лимфатические сосуды, ее уже называют лимфой. Одной из функций лимфатической системы является перенос избытка тканевой жидкости.

20—15. Механизм обмена жидкости в капиллярах. За счет чего становится возможным переход жидкости из кровяного русла в ткани? Чтобы объяснить это, следует учесть, что, хотя жидкость может поступать в капилляры и выходить из них через их тонкие стенки, белки крови в норме остаются внутри капилляров.

В 1890-е годы Эрнст Старлинг, английский физиолог, установил, что в связи с тем, что содержание белков в плазме крови выше, чем в окружающей тканевой жидкости, вода имеет тенденцию входить в капилляры, но не выходить из них. Эту способность белков притягивать воду называют коллоидно-осмотическим давлением. Если благодаря коллоидно-осмотическому давлению вода втягивается в ка-

пилляры, то каким же образом она выходит наружу? Вся жидкость оказалась бы в кровяном русле, если бы не было противодействующей силы. Противодействующей силой является кровяное давление в капиллярах.

Кровяное давление не одинаково вдоль всей длины капилляра. Оно уменьшается по мере следования крови от артериального конца капилляра к венозному. Коллоидно-осмотическое давление, однако, является постоянным по всей длине капилляра.

Давайте учтем оба эти условия. Что должно происходить с водой на артериальном конце капилляра? И что на венозном конце? Поскольку на артериальном конце давление крови больше, чем коллоидно-осмотическое давление, вода и растворенные в ней вещества будут выталкиваться из капилляра. На венозном конце коллоидно-осмотическое давление больше кровяного давления, и, следовательно, вода и растворенные в ней вещества будут втягиваться в капилляр. Такое объяснение обмена жидкостью между кровью и тканями известно как гипотеза Старлинга (цветн. табл. 27).

В 1930 г. М. Ландис, американский ученый, доказал правильность этой гипотезы. Он разработал для своих экспериментов весьма остроумный метод. Ему удалось изготовить стеклянную трубку настолько тонкую, что она могла пройти в тончайший капилляр. Используя такую трубочку, он смог измерить давление крови вдоль капилляра. С помощью других приспособлений он надавливал на капилляр в различных участках. Он обнаружил, что красные кровяные тельца продолжают двигаться по направлению к пережатой части капилляра. Можно было заключить, что движение это связано с выходом воды через стенки капилляра, так как капилляр пережат. По скорости движения красных кровяных телец Ландис смог косвенно измерить скорость выхода воды из капилляров на артериальном конце и ее поступления в капилляр на венозном конце (цветн. табл. 27).

20—16. Лимфатическая система. Тканевая жидкость постоянно циркулирует и обновляется. Тканевая жидкость поступает в кровяное русло двумя путями: через стенки капилляров, как это описано Старлингом, и через лимфатическую систему. Избыток тканевой жидкости и белков про-

ходит в лимфатические капилляры. Здесь эта жидкость уже называется лимфой, из капилляров она поступает в более крупные лимфатические сосуды. Вдоль лимфатических сосудов расположены железы, называемые лимфатическими узлами; они выполняют роль фильтров, удаляющих бактерии и другие вредные вещества. Лимфатические узлы находятся в различных частях тела, например около наиболее важных органов, в конечностях и в области шеи. Часто лимфатические узлы шеи распухают при инфекции, и их можно прощупать под углами нижней челюсти.

Лимфатические узлы содержат белые кровяные клетки, которые могут поглощать мелкие частички и переваривать их. Частички, бактерии и другие чуждые для организма вещества удаляются из лимфы при их прохождении через лимфатические узлы. В этих узлах образуются также некоторые из белых кровяных телец, которые переходят оттуда в лимфу в огромных количествах.

330

Лимфа протекает через ряд больших и малых сосудов, которые в конце концов объединяются в области груди и образуют грудной проток. Этот проток впадает в нижнюю полую вену, которая идет к сердцу. Здесь лимфа смешивается с кровью.

Лимфатическая система служит не только для возвращения жидкости в кровеносную систему, она выполняет и другие функции. Вода и растворенные в ней вещества могут обмениваться через тонкую мембрану лимфатических капилляров с прилежащими клетками тканей (цветн. табл. 27). Важной функцией этих капилляров является, по-видимому, удаление белков, клеточных фрагментов и других частичек из межклеточного пространства, но эта функция лимфы изучена еще недостаточно детально.

● При усложнении организмов развивались проводящие системы — кровеносная и лимфатическая. Капилляры не прилегают непосредственно к клеткам, которые они питают, и отделены от них пространствами, заполненными так называемой тканевой жидкостью.

Обмен веществами между кровью и клетками происходит через тканевую

жидкость. Способность поддерживать постоянство внутренней среды является одним из важнейших приспособлений к существованию крупных многоклеточных организмов.

◆ Проверьте себя

1. Что такое гомеостаз? 2. Каково значение тканевой жидкости для многоклеточного организма? 3. Почему вода и питательные вещества проходят через артериальный конец капилляра? 4. Какая гипотеза объясняет связь между высокой концентрацией белка в крови и прохождением жидкостей через мембрану капилляров? 5. Какова функция лимфатической системы?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Одной из главных функций проводящих систем является перенос химических веществ. В отличие от мелких организмов, все клетки которых находятся в тесном контакте с наружной средой, крупные организмы обычно состоят из массы клеток, которые большей частью изолированы от внешней среды. Поэтому, в связи с увеличением размера и сложности организмов, становится необходимой специальная проводящая система для переноса питательных веществ, продуктов жизнедеятельности, воды и газов между индивидуальной клеткой и наружной средой.

Механическая работа переноса осуществляется специализированными тканями и органами.

У высших растений вещества двигаются по ксилеме и флоэме благодаря действию сложных механизмов. У большинства животных имеется сосудистая система, снабженная мышечным насосом, заставляющим жидкость передвигаться по сосудам.

Жидкости тела животного, сосуды и органы, благодаря которым транспортируются эти жидкости, обеспечивают возможность регуляции в организме животного.

Кровеносная система связывает многие виды специализированных клеток между собой. Благодаря движению жидкостей вещества, образованные в одной ткани или органе, участвуют в создании среды для всех органов и тканей. Таким образом поддерживается постоянство внутренней среды организма — так называемый гомеостаз.

Биологическая тема

Комплементарность структуры и функции

Эта тема относится к одному из старейших и наиболее плодотворных положений в биологии. Понятие комплементарности структуры и функции имеет два значения. Во-первых, оно отражает то, что функционирование любой молекулы, клетки, ткани, органа или системы органов зависит от их структуры. Во-вторых, оно означает, что если работа, выполняемая органом, зависит от структуры, то, изучая структуру, мы сможем узнать многое о функции. Исходное предположение состоит в том, что структура определяет функцию. Например, изучив расположение мышечных волокон в сердце, отверстия и клапаны между его камерами и связь этих камер с прилегающими сосудами, вы увидите, что сердце представляет собой насос. Отсюда вы можете заключить, что функция сердца состоит в нагнетании крови в кровеносные сосуды.

Современные работы Уотсона, Крика и других по исследованию ДНК и РНК, иллюстрирующие комплементарность структуры и функции, показывают нам, как надо отыскивать факты. Структура молекулы ДНК связана с процессами действия генов и генными мутациями. Структура хромосом связана с процессами репликации и клеточного деления, а также синтеза РНК.

Точно так же структура митохондрий связана с функцией дыхания, структура хлоропластов — с фотосинтезом. Структура мышечных волокон, нервов, секреторных клеток тесно связана с их функциями — сокращением, проведением возбуждения и передачей импульсов, выделением секретов.

Концепция комплементарности структуры и функции претерпела важные изменения благодаря появлению новых идей и распространению в биологии представления о том, что все живое изменяется и подвергается изменениям. Организм уже не рассматривается как нечто совершенное, законченное и не изменяющееся во времени. Были обнаружены и, по-видимому, еще будут обнаружены структуры, связанные с приспособлением организмов к иным условиям, чем те, к которым они должны приспосабливаться в настоящее время. Иными словами, некоторые функции уже исчезли, а структуры, полностью или частично, сохранились. Раз мы ожидаем, что функции меняются или могут быть изменены, мы можем предсказать, что обнаружим структуры «неполные» или «остаточные». Совокупность фактов, или данных, которая называется теорией эволюции, не нарушает концепции о связи структуры и функции, а, наоборот, подтверждает идею о том, что структура и функция комплементарны.



В легких происходит обмен газами между внутренней и наружной средой. Здесь показаны увеличенные приблизительно в 200 раз капилляры вокруг тонких воздушных пузырьков в легких.

332

Дыхательная система

Для жизни большинства животных и растений кислород так же необходим, как и пища. В результате окисления питательных веществ кислородом освобождается энергия, необходимая для жизнедеятельности. Однако некоторые микроорганизмы могут получать энергию и в отсутствие кислорода. Другие организмы — некоторые простейшие, примитивные растения, паразитические плоские черви и круглые черви — могут получать энергию при относительно низком содержании свободного кислорода. Однако высшие животные и растения должны поглощать значительные количества кислорода, чтобы выжить. Распределение и выживание этих животных и растений зависит поэтому от наличия кислорода.

История открытия и изучения дыхания

21—1. Наши знания о дыхании. Поступление кислорода в организм и выведение из него углекислого газа называется **дыханием**. У человека, например, дыханием называется поступление в легкие воздуха, богатого кислородом, и выведение из легких воздуха, насыщенного углекислым газом.

Клетки нашего тела нуждаются в кислороде и используют его для освобождения энергии из органических молекул. При освобождении энергии в качестве побочного продукта обмена образуется углекислый газ. Этот внутриклеточный процесс использования кислорода, освобождения энергии и образования углекислого газа также называется **дыханием**.

Наши знания о процессе дыхания связаны с открытиями в области физиологии. Понимание этого процесса связано прежде всего с работами английских физиологов Роберта Бойля и Роберта Гука, работавших в Оксфордском университете.

В те времена, т. е. начале XVII века, было известно, что движения грудной клетки важны для жизни. В результате остановки движений грудной клетки наступает смерть.

Роберт Бойль поставил эксперименты, в которых он сравнивал процессы, происходящие в живом организме, с горением свечи. Если горящую свечу поместить в замкнутое пространство, она вскоре потухнет. Если мышь поместить в закрытую банку, она погибнет приблизительно через такое же время, через которое погаснет свеча. Каким образом можно было объяснить такие наблюдения? Бойль пришел к выводу, что воздух так же необходим для жизни, как и для горения свечи.

То, что воздух необходим для жизни, теперь для нас совершенно очевидно. Но представьте себе, что вы пытаетесь объяснить или продемонстрировать это жителю какого-нибудь затерянного острова. Как сделать это наиболее убедительно? Такая проблема покажется вам, наверное, чрезвычайно сложной.

Представьте себе: кто-нибудь утверждает, что вывод Бойля о том, что воздух необходим для жизни, совершенно неверен, а для жизни важны движения груд-

ной клетки. Как вы докажете, что это не так?

В 1667 г. Роберт Гук поставил опыт, отвечающий на это возражение. Гук разрезал ребра и диафрагму собаки. Эта операция вызывает остановку движений грудной клетки и приводит к смерти животного. Гук наблюдал, однако, что животному можно сохранить жизнь, если вдвухать ему в легкие воздух с помощью кузнечных мехов. Это наблюдение указывало, что жизнь зависит от прохождения воздуха через легкие. Это было четким доказательством справедливости гипотезы о важной роли кислорода. Такой эксперимент свидетельствовал о блестящем уме Гука.

Полученные Гуком данные стали основой многих будущих гипотез и ключом к нашим теперешним знаниям о дыхании.

Ричард Лоуэр в Оксфордском университете в 1660-е годы поставил множество опытов, пытаясь решить вопросы, связанные с дыханием. Он наблюдал, что темная венозная кровь становится ярко-красной, проходя через легкие. Он предположил, что, очевидно, она становится красной только из-за прямого и очень тесного взаимодействия кровяных телец и частичек воздуха. Поверхность венозной крови, выпущенной в чашку, приобретает красный цвет из-за соприкосновения с воздухом.

Джон Майоу (1645—1679) из Оксфордского университета продолжил исследование дыхания. Майоу внес существенный вклад в изучение дыхания, он выдвинул гипотезу, что какое-то химическое вещество воздуха важно для дыхания.

Джозеф Пристли (1733—1804) открыл кислород, а Антуан Лавуазье (1743—1794) показал его значение для дыхания. На основании многих экспериментов он установил, что кислород поглощается из воздуха в легких и через легочную ткань поступает в кровяное русло. Лавуазье также установил, что одновременно с поглощением кислорода в легких освобождается углекислый газ.

Лавуазье полагал, что дыхание живых существ сходно с горением свечи, поскольку оба процесса включают взаимодействие с кислородом.

На заре истории наших знаний о дыхании в этой области были сделаны важные открытия. Невозможно привести здесь все экспериментальные факты.

● Наши знания о дыхании накапливались в течение длительного времени. Мы выяснили, что большинству живых организмов для жизни необходим кислород.

◆ Проверьте себя

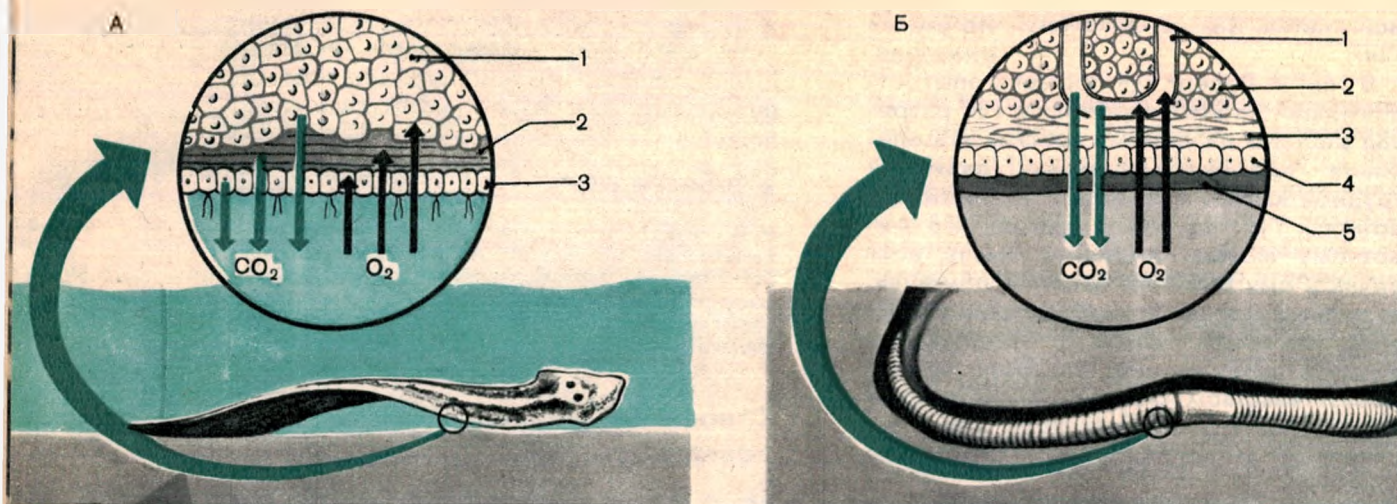
1. В каких значениях употребляется термин «дыхание»? 2. Что нового внесли эксперименты Роберта Бойля в наши знания о дыхании? 3. Опишите эксперимент Роберта Гука. 4. Почему Лавуазье считал, что дыхание сходно с горением свечи?

Строение и функция дыхательных поверхностей

21—2. Дыхательные поверхности у растений и мелких животных. Растения не имеют специальных органов для газообмена с внешней средой. Воздух просто диффундирует внутрь и наружу через устьица листьев и через поверхность тканей. Попав в растение, газы диффундируют по воздушным пространствам. Некоторые из газов растворяются в воде и таким образом переносятся по растению. Кислород поглощается клетками для использования в реакциях, связанных с выделением энергии. По мере того как кислород используется клетками, больше его диффундирует в растении к тканевым воздушным пространствам. Углекислый газ диффундирует из растений, поскольку его концентрация в межклеточных пространствах выше, чем в окружающем воздухе.

Многие низшие животные, такие, как простейшие, кишечнорастворимые, плоские черви, круглые черви и т. д., сходны с растениями в том, что у них также отсутствует специализированная дыхательная система. У этих животных газообмен представляет собой весьма несложный процесс. Кислород из воздуха или воды диффундирует в клетки через влажные клеточные оболочки или стенки тела (рис. 21—1).

В предыдущих главах мы обсуждали некоторые проблемы, которые возникают в процессе эволюции многоклеточных организмов. Одной из проблем, с которыми сталкиваются сложные организмы, является доставка кислорода к индивидуальным клеткам. Кислород необходимо доставлять не только большинству клеток на поверхности организма, — все



21—1. Дыхание у планарии и земляного червя. У многих низших животных, подобных изображенным здесь, происходит прямой газообмен между организмом и внешней средой: А — планария: 1 — внутренние клетки; 2 — мышечный слой клеток; 3 — наружный покров. Б — дождевой червь: 1 — капилляр; 2 — продольные мышцы; 3 — кольцевые мышцы; 4 — эпидермис; 5 — кутикула.

334

клетки должны получать кислород. Каждой клетке необходимо все то же, что и организму в целом. Если пища и кислород не поставляются внутрь клеток, организм не может выжить. Развилось много типов дыхательных систем, каждая из которых различным путем решает задачу поставки кислорода клеткам тела. Все дыхательные системы как бы сближают наружную среду организма и внутреннюю среду отдельных клеток.

Наиболее часто встречаются три типа дыхательных систем, в которых для газообмена с внешней средой используются либо жабры, либо трахеи, либо легкие.

21—3. Строение и функция жабр. У многих животных, например у личинок саламандр, у некоторых морских червей, кольчатых червей, некоторых ракообразных, многих моллюсков, лягушек и рыб, имеются жабры. Предполагают, что жабры возникают в процессе эволюции независимо у всех этих групп и значительно отличаются у различных групп. В общих чертах жабры представляют собой нитевидные образования, состоящие из тонкого слоя клеток. Эти нити содержат множество кровеносных капилляров. Между кровью, циркулирующей в жаберных нитях, и водой, омывающей жабры, происходит газообмен (цветн. табл. 28).

У многих низших позвоночных, особенно у рыб, вода поступает в рот, продав-

ливается над жаберными нитями и выходит наружу через отверстия в стенке тела. Таким образом, над жабрами может проходить большое количество воды. Чем больше воды проходит над жабрами, тем больше кислорода может быть использовано рыбой.

21—4. Строение и функция трахей. Воздух гораздо богаче кислородом, чем вода, но без специальных приспособлений для дыхания жизнь на суше была бы невозможна. У некоторых наземных форм, таких, как пауки и скорпионы, развились структуры, подобные жабрам, для обмена кислородом и углекислым газом с воздухом, а не с водой. С развитием трахей у членистоногих и легких у наземных позвоночных возникли новые способы поглощения кислорода из воздуха.

Трахеи представляют собой тонкие трубки, через которые обмениваются кислород и углекислый газ. Эти трубки начинаются на поверхности тела и, многократно разветвляясь, подходят к различным частям тела животного. Трубки заканчиваются очень тонкими веточками, подходящими ко всем клеткам. Веточки трубок сами состоят из клеток. В этих клетках на концах разветвлений происходит газообмен. Эти концевые клетки обмениваются кислородом и углекислым газом с клетками тканей через тканевую жидкость (см. цветн. табл. 28).

21—5. Строение и функции легких. Легкие — органы дыхания наземных позвоночных — представляют собой полые образования, которые состоят из множества тонких пузырьков, называемых альвеолами. Тончайшие стенки альвеол состоят из увлажненных клеток и оплетены сетью капилляров. Внутренняя поверхность каждого пузырька связана с внешней средой посредством ряда трубочек и канальцев. Газообмен между наружной средой и кровью в капиллярах происходит через влажные стенки альвеол (см. цветн. табл. 28).

Кровь, которая течет к легким от сердца, содержит мало кислорода и много углекислого газа; воздух же в альвеолах, наоборот, содержит много кислорода и меньше углекислого газа. Вследствие этого через стенки альвеол и капилляров происходит двусторонняя диффузия: кислород переходит в кровь, а углекислый газ поступает из крови в альвеолы.

Чтобы увеличить дыхательную поверхность, легкие высших животных разделены на несколько долей. Легкие рептилий, птиц и млекопитающих имеют много отделов и подотделов. Крупные животные, потребляющие кислород с высокой скоростью, могут получить его в достаточном количестве только в том случае, если с внешней средой соприкасается огромная дыхательная поверхность. У человека обмен газами завершается в несколько секунд, пока кровь проходит через альвеолы легких. Это возможно благодаря огромной поверхности легких, сообщаемой с внешней средой. Общая поверхность альвеол составляет свыше 90 м².

21—6. Механика процесса легочного дыхания (на примере человека). Как же воздух попадает в легкие? Проводящими путями для воздуха являются полость носа, гортань (или глотка), трахея (или дыхательное горло), бронхи и их мелкие ветви — так называемые бронхиолы и, наконец, мельчайшие трубочки, ведущие к альвеолам. Люди могут дышать как через рот, так и через нос, так как гортань у человека открывается и в рот, и в носоглотку. Чтобы предотвратить попадание пищи в дыхательные пути, перед входом в гортань имеется надгортанник — складка ткани, которая закрывает передний конец трахеи при глотании пищи. При глотании также тормозятся нервные импульсы, стимулирующие дыхание, поэто-

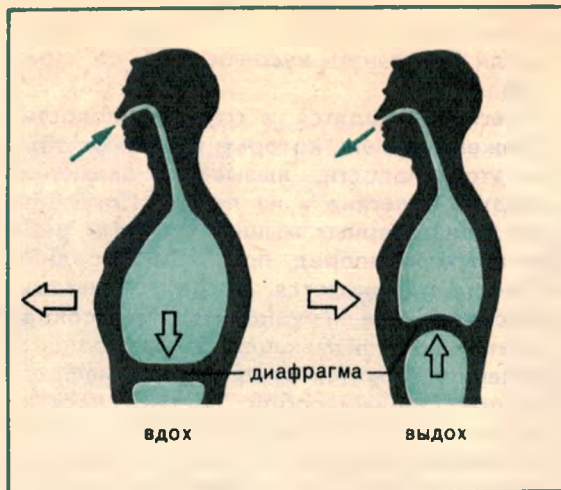
му исчезают воздушные потоки, которые могли бы втянуть кусочки пищи в трахею.

Легкие находятся в грудной полости. Движения мышц, которые изменяют объем этой полости, вызывают движение воздуха в легкие и из легких. Сокращение межреберных мышц оттягивает ребра вверх и вперед, при этом грудная полость расширяется. Когда эти мышцы расслабляются, грудная полость сокращается. Другой мышцей, участвующей в дыхании, является диафрагма. Диафрагма представляет собой толстую плоскую мышцу. Она образует дно грудной полости. Когда диафрагма сокращается, она оттягивается книзу, и объем грудной полости увеличивается. При расслаблении диафрагма движется вверх и принимает прежнюю куполообразную форму; объем грудной полости при этом уменьшается. Мышцы живота также участвуют в этих изменениях объема грудной клетки.

Изменения размера грудной клетки приводят к изменениям давления газа в легких. Когда грудная полость расширяется, давление в ней падает. Вследствие падения давления наружный воздух устремляется в легкие, так как он находится снаружи при большем, атмосферном, давлении. Когда грудная полость сокращается, внутреннее давление становится больше атмосферного, и воздух выталкивается через дыхательные пути. Ритмичное увеличение и уменьшение объема грудной полости действует как механический насос, нагнетающий воздух в легкие, и выталкивает его из них (рис. 21—2).

Скорость и сила дыхательных движений чрезвычайно тонко регулируются нервной системой. Увеличение скорости дыхания может способствовать циркуляции крови. Чем глубже вдох, тем больше снижается давление в грудной полости. Это падение давления не только нагнетает воздух в легкие, но и заставляет оттекать к сердцу кровь из вен, расположенных в различных частях тела. Если долго неподвижно сидеть или стоять, это может вызвать глубокий и непроизвольный вздох. Этот глубокий вздох заставляет притекать к сердцу большие количества крови и, таким образом, способствует циркуляции крови.

Чихание и кашель также являются формой дыхательной деятельности. Они способствуют удалению слизистых выделе-



21—2. Механика процесса дыхания человека. Движения грудной клетки и диафрагмы при вдохе и выдохе вызывают изменения давления в легких.

336

ний, частичек пыли и других посторонних веществ из дыхательных путей. Когда мы говорим, поем или играем на духовых музыкальных инструментах, мы также используем дыхательную систему. То же самое и у животных: пение птицы, рычание льва — все это примеры использования дыхательной системы.

● Кислород диффундирует непосредственно в клетки мелких организмов. Крупные животные с относительно высокой скоростью потребления кислорода обычно имеют хорошо развитую дыхательную систему. В процессе эволюции возникло множество сложных дыхательных органов и систем. Наиболее широко распространены три типа дыхательных систем, в которых для газообмена используются жабры, трахеи или легкие.

Общим для всех дыхательных систем является наличие огромной поверхности, через которую в организм может поступать кислород.

◆ Проверьте себя

1. Почему важна для организма площадь дыхательной поверхности? 2. Что общего между жабрами, трахеями и легкими? 3. Каким образом изменение объема грудной клетки обеспечивает легочное дыхание? 4. Где происходит обмен кислородом и углекислым газом — в гортани, трахеях, бронхах или в альвеолах? 5. Как происходит изменение объема грудной клетки?

Приспособления для переноса кислорода и углекислого газа

21—7. Перенос кислорода у высших животных. У всех животных, от кольчатых червей до млекопитающих, имеются кровеносные сосуды и специальные приспособления для переноса крови по телу. Одной из важнейших функций крови является перенос кислорода к клеткам тела и удаление из них углекислого газа.

Многие газы могут растворяться в жидкостях, однако в некоторых случаях лишь небольшая часть молекул газа может действительно переходить в раствор. Количество молекул газа, которые могут быть растворены в жидкости, зависит как от вида газа, так и от вида жидкости.

Одной из замечательных особенностей крови является ее способность переносить большие количества кислорода и углекислого газа. Предположим, что мы поместили равные количества воды и цельной человеческой крови в отдельные сосуды и оставили их на воздухе. Через час мы можем проанализировать содержимое каждого сосуда и определить количество кислорода, поглощенного каждой жидкостью. Мы обнаружили бы при этом, что в цельной крови содержится приблизительно в 60 раз больше кислорода, чем в таком же количестве воды.

Кровь примитивных животных была, вероятно, весьма сходна с морской водой. Она могла, по-видимому, переносить достаточно растворенного кислорода, чтобы удовлетворить потребность в нем мелких или даже крупных, но малоактивных животных. Однако у более сложных животных, с увеличением размеров тела, активность потребления кислорода возрастает. Специальные переносчики кислорода, называемые **дыхательными пигментами**, увеличивают способность крови переносить кислород. Эти переносчики кислорода представляют собой окрашенные соединения. Они состоят из сложных органических молекул, каждая из которых содержит атом металла. Молекулы дыхательных пигментов крови содержат большей частью железо. Некоторые пигменты содержат медь.

У всех позвоночных и у некоторых беспозвоночных дыхательный пигмент называется **гемоглобином**. Некоторые животные имеют другие дыхательные пигменты. Пигменты различаются как тем, где

Способность различных пигментов крови к переносу кислорода

Пигмент	Цвет	Металл, входящий в состав пигмента	Местонахождение пигмента	Животное	Число молей O_2 на 100 мл крови
Гемоглобин	Красный	Железо	Красные кровяные тельца	Млекопитающие, птицы,	25
				рептилии,	18,5
				амфибии,	9
				рыбы	12
Гемоцианин Хлорокруорин Гемозритрин	Голубой Зеленый Красный	Медь Железо Железо	Плазма	Кольчатые черви,	9
				моллюски	6,5
				Моллюски	1,5
				Кольчатые черви	2—8
			Кровяные тельца	Кольчатые черви	9
					2

они локализованы у животных, так и тем, какое количество кислорода они могут переносить. Сравнение некоторых из этих пигментов дано в таблице 21—1.

21—8. Основные свойства дыхательных пигментов. Чтобы эффективно осуществлять дыхательную функцию, кровь должна поглощать кислород в дыхательных органах, где давление кислорода высоко, и легко отдавать его в тканях тела, где давление кислорода невелико. Дыхательные пигменты должны, следовательно, связывать кислород, а позднее, в тканях, освобождать его. Вещество, которое только бы поглощало кислород и не могло бы отдавать его, не приносило бы пользы организму. Эффективность дыхательного пигмента определяется также тем, какое количество кислорода он может переносить.

Гемоглобин является наиболее эффективным дыхательным пигментом, так как каждая его молекула может реагировать сразу с несколькими молекулами кислорода и затем легко освобождать их. Гемоглобин распространен у нескольких различных групп животного царства — он найден даже у парамеций. Гемоглобин у беспозвоночных эволюционировал, по-видимому, независимо от гемоглобина позвоночных, поскольку он выполняет несколько иные функции, чем гемоглобин позвоночных. Этот пигмент крови у беспозвоночных является, как полагают, приспособлением для хранения кислорода. Оно необходимо на случай недостатка кислорода во внешней среде.

Гемоглобин находится в красных кровяных клетках. В результате его реакции с кислородом образуется соединение ярко-красного цвета — так называемый оксигемоглобин. Именно оксигемоглобин придает артериальной крови ее характерный ярко-красный цвет. Молекулы гемоглобина, находящиеся в красных кровяных тельцах, легко поглощают кислород, если они окружены плазмой, богатой растворенным кислородом. Такие условия имеют место в легких.

высокое
давление
кислорода

Гемоглобин + O_2 → Оксигемоглобин

Реакция гемоглобина с кислородом легко обратима. Кислород легко освобождается из соединения с гемоглобином в тканях тела, где давление кислорода низко.

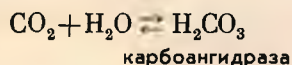
низкое
давление
кислорода

Оксигемоглобин → Гемоглобин + O_2 .

Когда оксигемоглобин отдает кислород, он становится темно-красным, даже синеватым. Этим и определяется синеватый цвет венозной крови.

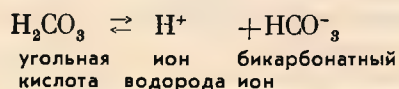
Если бы кислород мог только растворяться в воде плазмы крови и не поглощался бы в богатых гемоглобином кровяных клетках, человеку было бы необходимо иметь 204 литра плазмы, чтобы удовлетворить потребность клеток в кислороде. Это количество вчетверо превышает объем всего тела.

21—9. Роль крови в переносе углекислого газа. Перенос CO_2 от клеток к легким — более сложный процесс, чем перенос кислорода. Только небольшое количество CO_2 растворяется в воде плазмы крови. Большая часть углекислого газа не растворяется, а реагирует с водой, образуя угольную кислоту (H_2CO_3).



Вам известна эта кислота, потому что как раз она является источником газовых пузырьков в большинстве минеральных и фруктовых вод.

Почти вся угольная кислота быстро диссоциирует на ионы водорода и бикарбонатные ионы. Большая часть углекислого газа переносится, таким образом, в крови в виде бикарбонатного иона HCO_3^- .



338 В эритроцитах находится фермент **карбоангидраза**, который значительно ускоряет образование угольной кислоты. Угольная кислота в свою очередь распадается на ионы, образуя бикарбонатный ион. Образовавшийся бикарбонатный ион диффундирует из красных кровяных телец в плазму. В плазме он переносится к легким, где вновь поступает в эритроциты. На этот раз карбоангидраза ускоряет образование углекислого газа и воды. Углекислый газ диффундирует в альвеолы и выдыхается наружу.

Этот механизм еще раз иллюстрирует сложность и слаженность функций организма.

Углекислый газ не является просто шлаком, образующимся в процессе дыхания. Нервная регуляция процесса дыхания определяется главным образом концентрацией растворенного углекислого газа. Концентрация кислорода также играет определенную роль в регуляции дыхания, однако гораздо меньшую.

Например, если концентрация CO_2 в крови высока, то высока и скорость дыхания. Если концентрация CO_2 низка, то невелика и скорость дыхания. Эту регуляцию осуществляет небольшой участок головного мозга, называемый дыхательным центром.

Чтобы поддерживать гомеостаз и обеспечивать функционирование клеток, в крови должен поддерживаться постоянный уровень pH, причем в очень узких пределах. Кровь не должна быть ни слишком кислой (низкая величина pH), ни слишком щелочной (высокая величина pH).

Скорость дыхания играет важную роль в регуляции кислотности крови. Всякий раз, когда кислоты поступают в кровяное русло, их водородные ионы соединяются с бикарбонатными ионами в плазме, образуя угольную кислоту, которая затем распадается на воду и углекислый газ. Повышение концентрации углекислоты увеличивает возбудимость дыхательного центра, скорость и глубина дыхания возрастают, и большее количество CO_2 удаляется из легких. Таким образом, в результате удаления CO_2 снижается кислотность крови. Увеличение кислотности крови приводит к возбуждению дыхательного центра и увеличению скорости дыхания. Именно избыток углекислоты, а не недостаток кислорода вызывает ускорение дыхания. Кроме того, в процессе дыхания могут происходить и обратные явления. Если кровь становится слишком щелочной, углекислый газ остается связанным в виде угольной кислоты, а скорость и глубина дыхания уменьшаются.

Изменения кислотности крови и в этом случае регулируются посредством изменения дыхания, которое корректирует исходные изменения кислотности крови.

● *С увеличением размеров и активности организма возрастает его потребность в кислороде. Дыхательные пигменты увеличивают способность крови переносить кислород.*

В капиллярах происходит двустороннее движение кислорода и углекислого газа. В тканевых капиллярах кислород высвобождается из соединения с гемоглобином эритроцитов и через стенки капилляров диффундирует в тканевую жидкость. Клетки тканей используют кислород для освобождения энергии.

Углекислый газ, образующийся в клетках тканей, движется к капиллярам, поглощается кровью и переносится к легким.

В легочных капиллярах движение этих

газов идет в противоположных направлениях — углекислый газ выходит из капилляров, а кислород входит в них.

◆ Проверьте себя

1. Каким образом обеспечивается участие в дыхании индивидуальных клеток сложного организма? 2. Какова роль дыхательных пигментов? 3. Каковы характеристики эффективных дыхательных пигментов? 4. Переносится ли основная часть углекислого газа в плазме крови в виде бикарбонатных ионов, карбогемоглобина, окиси углерода, растворенных молекул окиси углерода?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Кислород необходим для освобождения энергии, за счет которой совершаются процессы жизнедеятельности. Клеточное дыхание — процесс, в котором кислород используется для разложения

молекул питательных веществ, в результате чего освобождается энергия, необходимая для жизни клетки. Благодаря дыхательной системе возможен газообмен на клеточном уровне. Жабры, трахеи и легкие эволюционировали независимо, но для всех них характерна большая площадь поверхности, через которую O_2 и CO_2 могут обмениваться с внешней средой. Развилось несколько типов дыхательных пигментов. Они увеличивают способность крови переносить кислород. Гемоглобин, один из дыхательных пигментов, переносит большое количество кислорода и легко освобождает его в клетках.

Дыхательная и кровеносная системы — это жизненно важные системы, с помощью которых каждая клетка большого и сложного организма получает пищу и кислород.



Множество заполненных капиллярами ворсинок в тонком кишечнике увеличивает поглощающую поверхность пищеварительного тракта. Здесь показан кишечник кролика.

340

*

Пищеварительная система

Пища необходима для поддержания жизни. Она является источником энергии, которая обеспечивает протекание химических реакций в процессе жизнедеятельности. Она также источник химических веществ, необходимых для роста и восстановления тканей.

Вещества, поглощаемые в качестве пищи, могут быть твердыми или жидкими. Большую часть питательных веществ можно разделить на три группы — углеводы, жиры и белки.

Типы пищеварения

22—1. Значение пищеварения. Расщепление питательных веществ путем ферментативного гидролиза на более мелкие молекулы называется **пищеварением**. Почему организм должен переваривать пищу? Чтобы клетки организма могли использовать питательные вещества, их надо расщепить на более мелкие водорастворимые молекулы. Вещества, нерастворимые в воде, — очень крупные молекулы или жировые глобулы, — как правило, не могут свободно проходить через клеточные мембраны. Белки, крахмал и жиры относятся к таким соединениям. Обычно если углеводы находятся в виде крахмала, они должны быть расщеплены до простых сахаров, лишь тогда возможно их поглощение. Жиры расщепляются на жирные кислоты и глицерин, белки — на аминокислоты. Эти продукты пищеварения могут поступать в клетки и там подвергаться действию клеточных ферментов. Энергия, освобождающаяся при ферментативных превращениях молекул питательных веществ, необходима для осуществления основных химических реакций, связанных с жизнедеятельностью.

Для жизни необходимы также некоторые другие вещества, например, витамины — органические соединения, нужные организму в малых количествах. Витамины участвуют в химических реакциях, являясь частью ферментов. Витамины не могут быть синтезированы в животном организме, поэтому животные должны получать их из какого-то внешнего источника. Хорошим источником витаминов являются растения, которые способны синтезировать витамины в большом количестве. Возможно также, что микроорганизмы, живущие в кишечном тракте животных, поставляют некоторые необходимые витамины.

Другая группа веществ — минеральные, такие, как натрий, калий, магний, кальций и железо, также необходимы для жизни. Они тоже поступают в организм из окружающей среды.

По крайней мере шесть типов веществ должны поставляться во внутреннюю среду и в клетки организма — вода, минеральные соли, витамины, аминокислоты, простые сахара и жирные кислоты.

Механизмы поглощения пищи значительно различаются у разных животных.

Эти различия являются результатом эволюции организмов в различных условиях. Они связаны частью со сложностью и размером организма, а частью с использованием разной пищи. Например, зубы, которые имеются у многих животных, необходимы для пережевывания пищи. Насекомым, которые сосут сок растений или кровь животных, зубы не нужны. Приспособления, необходимые для поглощения и переваривания пищи у одних животных, могут быть ненужными для других. Хотя в деталях строения пищеварительных систем имеется много различий, их главная функция — подготовить пищу для ее использования в клетках.

22—2. Внутриклеточное и внеклеточное пищеварение. Амеба, относящаяся к числу простейших, питается мелкими животными, растениями и другими простейшими. Она окружает свою пищу и образует **пищеварительную вакуоль**. Пища и вода в этой пищеварительной вакуоли отделены от цитоплазмы мембраной. Ферменты, которые образуются в цитоплазме, диффундируют в вакуоль, где и происходит пищеварение. Продукты пищеварения диффундируют через мембрану в цитоплазму. Пищеварение, происходящее в пищевых вакуолях или в цитоплазме, называется **внутриклеточным**. Такой тип пищеварения имеется у растений, простейших, губок и на некоторых стадиях расщепления пищи у многих других живых организмов (рис. 22—1).

Однако внутриклеточного пищеварения недостаточно для переваривания пищи такими мелкими растениями и животными, которые «едят» относительно большие кусочки пищи. У этих организмов в процессе эволюции возник другой тип пищеварения. Клетки выделяют пищеварительные ферменты во внешнюю среду. Там пища подвергается предварительному расщеплению. Питательные вещества расщепляются до молекул, имеющих небольшие размеры. Такие молекулы могут легко поступать в клетки и использоваться в них. Расщепление пищи, происходящее вне клетки, называется **внеклеточным пищеварением**. Некоторые простейшие способны к такому пищеварению.

Полагают, что внутриклеточное пищеварение — более примитивный процесс и является единственным пищеварительным процессом, который доступен примитивным гетеротрофам. Внеклеточное пище-

варение, по-видимому, развилось в процессе приспособления к расщеплению больших количеств пищи. С эволюционной точки зрения внеклеточное пищеварение становится необходимым, как только организмы начинают поедать друг друга. Примитивные гетеротрофы, которые питались доступными для них аминокислотами и сахарами, могли непосредственно поглощать эти соединения, без какого-либо процесса пищеварения.

22—3. Пищеварение у растений. У растений нет пищеварительных органов или систем, хотя они и переваривают пищу. Процесс переваривания у растений и животных во многом одинаков. Питательные вещества в клетках растений расщепляются на мелкие молекулы, способные диффундировать в клетку и из нее. Затем питательные вещества в растворенном виде разносятся во все части растения.

Зеленые растения обычно сами создают питательные вещества в процессе фотосинтеза. Эти питательные вещества запасаются в различных частях растения. Подумайте, в каких частях растения обычно накапливаются питательные вещества? Там, где питательные вещества в растениях накапливаются, и может происходить процесс пищеварения. У большинства растений пищеварение является внутриклеточным. Клетки зеленых растений накапливают, например, простые сахара в виде нерастворимого крахмала. Молекулы крахмала могут расщепиться до простых сахаров под действием ферментов, имеющих в этих запасающих клетках. Сахара, растворимые в воде и, следовательно, в растительном соке, переносятся к другим клеткам, в которые они могут диффундировать через клеточные стенки и мембраны. Внутри клеток эти сахара могут быть использованы как источник энергии либо как строительный материал для роста и восстановления, либо могут отложиться в клетке в виде крахмала.

У некоторых зеленых растений листья представляют собой своеобразную ловушку для насекомых, которые используются в пищу. Примером таких насекомоядных растений являются росянка и венерина мухоловка. Эти растения содержат хлорофилл и сами синтезируют питательные вещества. Например, венерина мухоловка (цветн. табл. 29) после поимки мухи выделяет пищеварительные ферменты, которые переваривают ткани насекомого



22—1. Простейшее поглощает пищу (слева), окружает ее (в центре) и образует пищеварительную вакуоль (справа).

342

до растворимых соединений. Этот процесс является примером внеклеточного пищеварения у растений. Конечные продукты переваривания поступают в клетки листа. Насекомоядные растения лишь небольшую часть питательных веществ получают таким способом. Однако при этом они получают очень важный продукт — азот, содержащийся в белках насекомых. Этот дополнительный азот имеет для них существенное значение, так как насекомоядные растения часто растут на болотах или песчаных почвах, т. е. в условиях недостатка азотистых веществ.

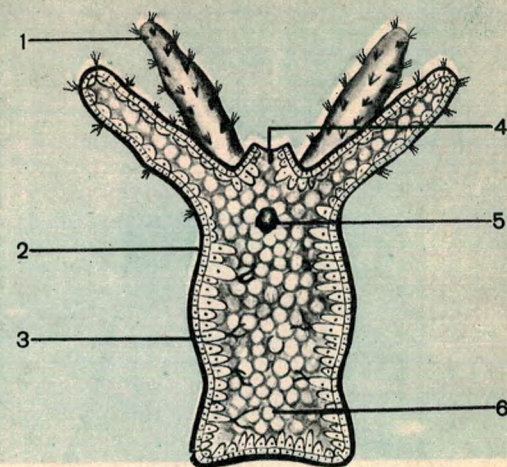
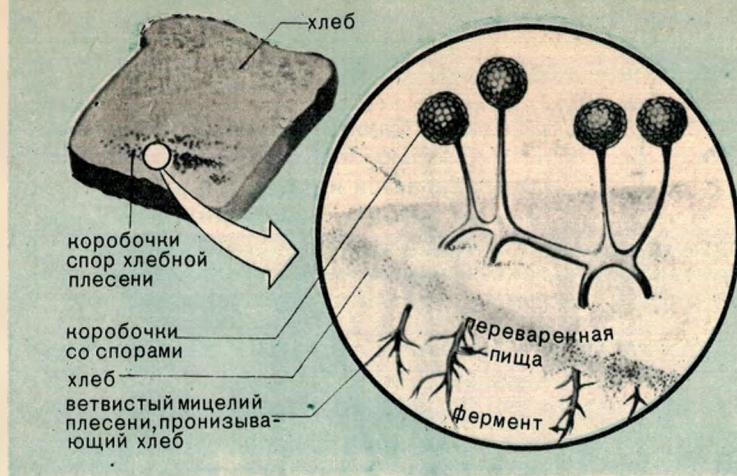
Большинство простейших, не имеющих хлорофилла, получают пищу путем внеклеточного пищеварения. Простейшие, например, хлебная плесень, выделяют пищеварительные ферменты, диффундирующие из клеток, и переваривают пищу, находящуюся снаружи (рис. 22—2). Питательные вещества затем поглощаются и если не используются, то запасаются.

22—4. Пищеварение у животных. Гидра и другие кишечнополостные и плоские черви обладают внеклеточным пищеварением, которое происходит в пищеварительном тракте — так называемой гастроваскулярной полости. Так как пища поступает в эту полость через то же отверстие, через которое выбрасываются неперева-ренные остатки, эта система называется неполным пищеварительным трактом. Ткань, выстилающая гастроваскулярную полость гидры, состоит из клеток, которые выделяют пищеварительные ферменты в эту полость. Пища размельчается и расщепляется пищеварительными ферментами и затем всасывается клетками выстилающей ткани (энтодермы). Таким

образом, первая стадия пищеварения является внеклеточной. Пищеварение затем заканчивается в пищевых вакуолях клеток, т. е. становится внутриклеточным. Непереваренные вещества, остающиеся в полости, выбрасываются наружу через ротовое отверстие, которое служит, таким образом, и входным, и выходным. Благодаря внеклеточному пищеварению гидра может поедать крупные кусочки пищи (рис. 22—3). В то же время кусочки пищи, используемые простейшими, должны быть достаточно малы, чтобы быть поглощенными одной клеткой.

У большинства высших беспозвоночных и позвоночных имеется как внеклеточное, так и внутриклеточное пищеварение. Однако в процессе эволюционного развития пищеварительного тракта пищеварение становится главным образом, хотя и не исключительно, внеклеточным.

Животные получают пищу самыми разнообразными способами в соответствии с их сложностью и окружающими условиями. Растения сами вырабатывают необходимые питательные вещества. Пищеварение может быть внеклеточным или внутриклеточным. Хотя между этими типами пищеварения существует разница, конечный результат один и тот же для всех организмов: образуются мелкие, необходимые для жизни молекулы, которые легко могут быть использованы клетками. Процесс расщепления питательных веществ на эти мелкие молекулы называется пищеварением. Пища должна быть переварена, так как клетки неспособны поглощать крупные молекулы.



22—2. Вноклеточное пищеварение у хлебной плесени. 107

◆ Проверьте себя

1. Что такое пищеварение? 2. Почему необходимо пищеварение? 3. Что такое внутриклеточное пищеварение? Что такое вноклеточное пищеварение? 4. Как осуществляется пищеварение у растений, которые не имеют пищеварительных органов?

Пищеварительная система человека

22—5. Пищеварительный тракт человека.

У всех позвоночных и многих высших беспозвоночных пищеварительный тракт представляет собой полую трубку с отверстиями на обоих концах. Отдельные участки пищеварительного тракта часто имеют совершенно разную форму у различных групп животных, но функции этих участков почти одинаковы. Поэтому они имеют и одинаковые названия. Большая часть трубки выстлана слоем мышц, которые перемешивают пищу и передвигают ее вдоль тракта. Эта трубка широкая в одних местах и узкая в других.

Стенки пищеварительного тракта отделяют пищу от полости тела, поэтому пищу, находящуюся в нем, следует рассматривать как часть наружной среды. Перед организмом стоит проблема получить питательные вещества через стенки пищеварительной трубки, чтобы они могли быть доставлены отдельным клеткам. В сущности, пищеварительная система действует так, что большие куски пищи расщепляются в ней до молекул, достаточно мелких для того, чтобы попасть из пищеварительного тракта в определенные клетки тела.

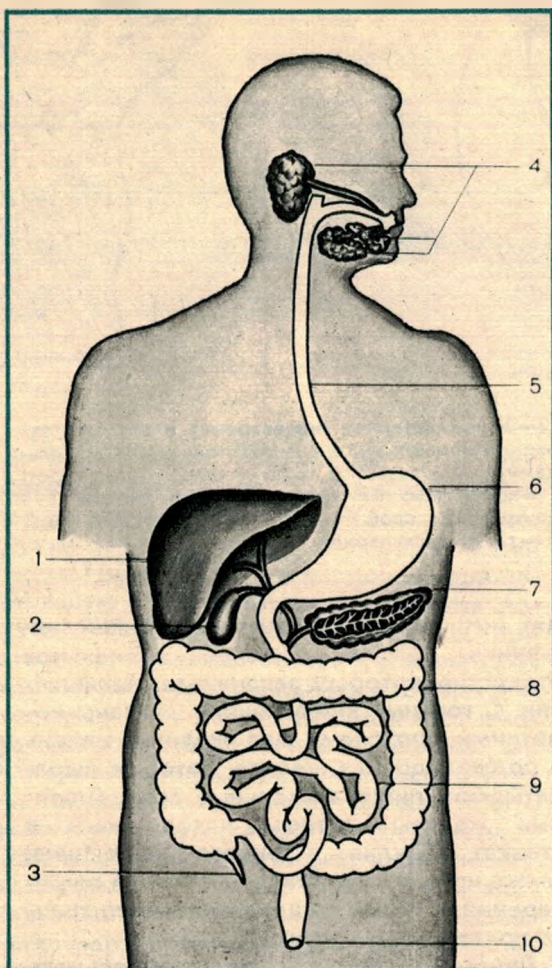
Пищеварительный тракт человека состоит из нескольких отделов. Сюда вхо-

22—3. Вноклеточное пищеварение в гастроваскулярной полости гидры. Гидра пользуется щупальцами, чтобы захватить пищу и направить ее в рот: 1 — щупальцы; 2 — наружный слой клеток; 3 — внутренний слой клеток; 4 — рот; 5 — пища; 6 — гастроваскулярная полость.

дят рот, пищевод, желудок, тонкий кишечник, толстый кишечник и анальное отверстие, которым заканчивается кишечник. С тонким кишечником связаны короткими протоками две железы, печень и поджелудочная железа, которые вырабатывают пищеварительные соки. Слюнные железы и железы, находящиеся в стенках желудка и тонкого кишечника, также играют существенную роль в пищеварении. Отделы пищеварительного тракта показаны на рисунке 22—4.

Двигаясь вдоль пищеварительного тракта, пища расщепляется на все более и более мелкие соединения под влиянием различных физических и химических факторов. Химическое расщепление питательных веществ происходит главным образом под действием **пищеварительных ферментов**. Это ферментативное расщепление обратимо, так что конечные продукты пищеварения могут быть использованы для синтеза новых белков, жиров и углеводов. Действительно, для гидролиза — основной реакции пищеварения — существует обратная реакция синтеза с отщеплением воды (см. раздел 5—10). На рисунке 22—5 показаны эти реакции. Окончательное переваривание, или расщепление, питательных веществ до мелких молекул, которые поглощаются и используются клетками, происходит в основном в тонком кишечнике.

Проследим, что происходит с пищей в различных областях пищеварительного тракта.



22—4. Пищеварительный тракт человека представляет собой открытую трубку. Пищеварительный тракт имеет длину около 11 м и представляет собой продолжение внешней среды: 1 — печень; 2 — желчный пузырь; 3 — аппендикс; 4 — слюнные железы; 5 — пищевод; 6 — желудок; 7 — поджелудочная железа; 8 — толстый кишечник; 9 — тонкий кишечник; 10 — анальное отверстие.

22—6. Пищеварение начинается в полости рта и пищевода. Во рту пища обрабатывается зубами, языком и слюнными железами. Зубы механически размельчают пищу на мелкие кусочки. Они помогают удерживать, разгрызать и пережевывать пищу.

При пережевывании пища смешивается со слюной, которую выделяют слюнные железы. Слюна состоит из пищеварительного фермента и слизи. Слизь представляет собой вязкую жидкость, состоящую из воды, ионов и сложных молекул, в состав которых входит соединение сахара

с белком. Слюна обволакивает пищевую массу слизью, благодаря чему она легко проглатывается и движется по пищеварительной трубке. Пищеварительный фермент, вырабатываемый слюнными железами, называется амилазой. Амилаза расщепляет крахмал. Следовательно, во рту пища размельчается механически, обволакивается слюной, и здесь же начинается переваривание крахмала.

Язык проталкивает пищу в направлении глотки, которая ведет в пищевод. Когда мы глотаем пищу, отверстие трахеи — дыхательной трубки — прикрывается надгортанником.

В пищеводе при продвижении пищи к желудку продолжается переваривание крахмала. Мускульные стенки пищевода сокращаются и проталкивают пищу вдоль пищевода в желудок. Эти сокращения происходят в виде медленных волн, продавливающих пищу вдоль трубки. Небольшой сегмент трубки сокращается и продавливает пищу в расслабившийся участок пищевода. Этот расслабленный участок затем сокращается, проталкивая пищу в следующий расслабленный участок. Благодаря серии таких волн пища продвигается по пищеводу.

Полный процесс сокращения и расслабления называется перистальтической волной. Такие перистальтические волны обеспечивают движение пищи не только по пищеводу, но и через весь пищеварительный тракт.

22—7. Желудок Алексиса Сен-Мартина. Долгие годы внутреннее строение человеческого тела было загадочным. Воздух и пища поступали в организм, а оттуда выбрасывались отходы. Можно было слышать биение сердца. Иногда изнутри тела доносятся странные звуки, бульканье, урчание и т. д.

Наблюдения такого рода могут сказать лишь очень немного о том, что происходит в теле человека. Единственный способ непосредственно выяснить, что там происходит, это вскрыть полость тела и посмотреть. Однако трудности такого пути очевидны.

До того как развилась хирургия брюшной полости, прямые наблюдения того, как функционируют отдельные органы тела, были чрезвычайно редкими. Только в результате необычайных обстоятельств можно было заглянуть в глубь человеческого тела. Очевидцем одного такого не-

обыкновенного случая был Вильям Бомон (1785—1853) — американский военный врач. В 1822 г. он лечил Алексиса Сен-Мартина, тяжелораненого охотника. Случайным выстрелом из дробовика ему была нанесена глубокая рана в левый бок. Часть ребер, мышц и стенки желудка были вырваны. Бомон как мог «залатал» эту рану, но рана не закрылась как следует. Стенки желудка срослись с кожей и мышцами стенки тела. В результате в левом боку у пациента образовалось отверстие, которое вело внутрь желудка. Чтобы предотвратить выпадение пищи оттуда, пришлось носить бандаж, закрывающий дыру.

Доктор Бомон понимал, что он имеет исключительную возможность изучить деятельность желудка. Бомон настоял, чтобы Сен-Мартин остался с ним. Внутренность желудка Сен-Мартина изучалась приблизительно 11 лет.

Бомон наблюдал, что желудок Сен-Мартина секретирует жидкость. Врач помещал немного этого сока на кусочки мяса и нашел, что он разрушает мясо. Он также отметил, что желудок движется

и сокращается, когда в нем находится пища. Наблюдения Бомона и других исследователей помогли прийти к пониманию функций желудка.

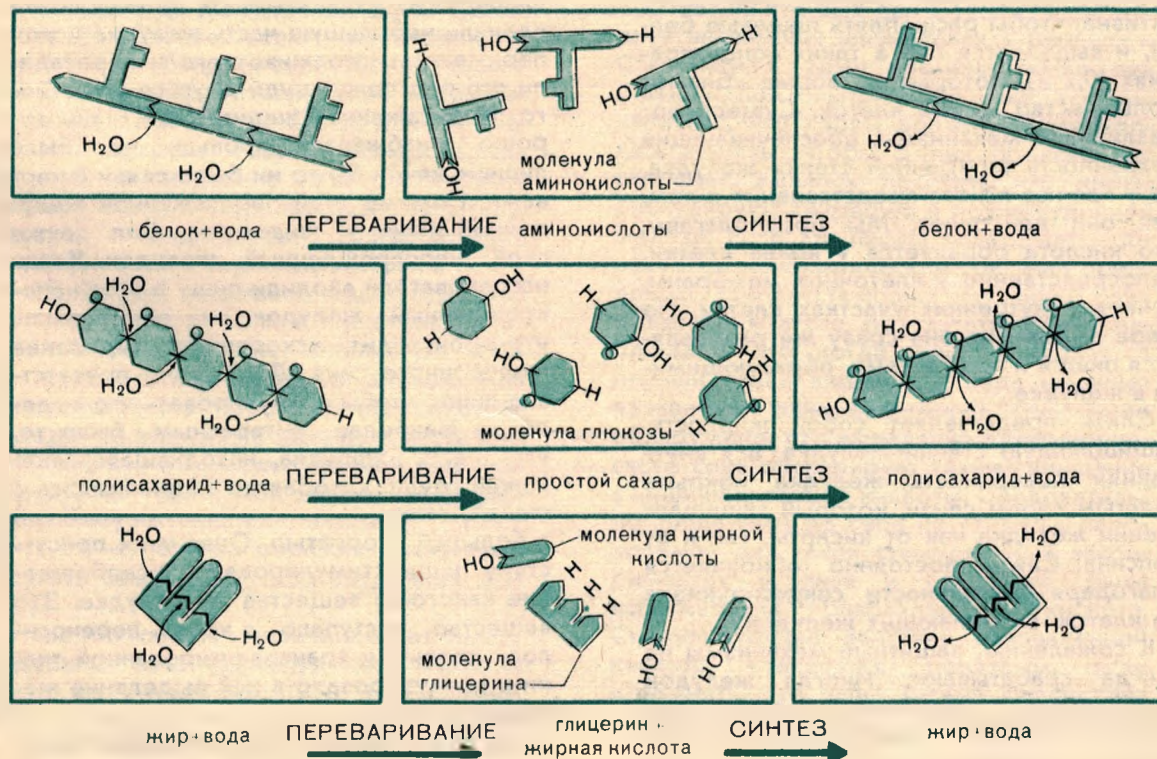
22—8. Пищеварение продолжается в желудке. Желудок представляет собой большой мешкообразный участок пищеварительной трубки, в котором продолжается переваривание пищи.

Клетки, из которых состоят ткани внутренней стенки желудка, выделяют множество разных веществ. В этих клетках образуются: **желудочный сок**, который является раствором соляной кислоты; **пепсиноген** — белок, который в присутствии соляной кислоты превращается в активный, расщепляющий белок фермент **пепсин**; **ренин**, — фермент, находящийся в организме детей и склеивающий белковые комочки молока для дальнейшего переваривания; **слизь**, а также в очень небольших количествах **липазу**, — фермент, расщепляющий жиры.

Пищеварению в желудке способствует его мышечная активность. Стенки его сокращаются и расслабляются, перемешивая желудочный сок и пищу и помогая

345

22—5. Переваривание и синтез основных питательных веществ.



таким образом ферментативному пищеварению.

Амилаза — фермент, выделяемый слюнными железами и расщепляющий крахмал, постепенно ингибируется по мере возрастания кислотности содержимого желудка. Соляная кислота в желудке может до некоторой степени расщеплять крахмал, но главным для внеклеточного пищеварения, происходящего в желудке, является расщепление белков. Поэтому основное внимание мы уделим действию пепсина.

Фермент пепсин играет важную роль в переваривании белков пищи в желудке. Пепсин выделяется в желудок в неактивной форме, называемой пепсиногеном. Пепсиноген превращается в активную форму — пепсин только при перемешивании с соляной кислотой. Пепсин действует на белки только в сильно кислой среде. Пищеварительного действия не наблюдается до тех пор, пока пепсиноген не попадает в полость желудка и не смешивается там с соляной кислотой. Таким образом, клетки, в которых образуется пепсиноген, не могут быть переварены.

348

Другую опасность для желудка представляет соляная кислота, которая в нем образуется. Соляная кислота достаточно активна, чтобы расщеплять пищевые белки, и выделяется она в таких концентрациях (0,2%), которые в норме убивают большинство живых клеток. Существуют различные механизмы, обеспечивающие сохранность внутренней стенки желудка, но у нас нет ясного представления о том, как они действуют. Мы предполагаем, что кислота образуется у краев клетки, непосредственно у клеточной мембраны, а не во внутренних участках клетки. По мере выделения она сразу же разбавляется пищей и жидкостями, образующимися в желудке.

Слизь представляет собой жидкость, защищающую стенки желудка. Вся внутренняя поверхность желудка покрыта толстым слоем слизи, который защищает стенки желудка как от кислоты, так и от пепсина. Слизь постоянно обновляется благодаря деятельности секретирующих ее клеток, выстилающих желудок.

К сожалению, защитные механизмы не всегда срабатывают. Иногда желудок переваривает сам себя — небольшой участок желудочной стенки может быть переварен. Образующаяся при этом по-

врежденная поверхность называется язвой.

Нормальная желудочная секреция контролируется целым комплексом механизмов. Вначале, когда пища попадает в желудок, секреция стимулируется нервами. Однако желудочная секреция регулируется не только нервными волокнами. Эксперименты четко показали, что секреция в желудке продолжается даже после перерезки нервов. Какой еще тип регуляции может действовать в этом случае? Одной из первых была предложена гипотеза о гормональном механизме регуляции. Если она справедлива, то можно предположить, что присутствие пищи в желудке стимулирует образование гормонов его клетками. Как вы помните (раздел 13—5), гормоны действуют как специфические химические регуляторы. Гормон поступает в кровь и возвращается, возможно, в ткани желудка, где он стимулирует железы желудка. Другая, более простая гипотеза состоит в том, что присутствие пищи непосредственно, без участия какого-либо гормона, стимулирует желудочные железы. Как можно проверить эти гипотезы?

Около 1925 г. А. Айви и Д. И. Фарел, физиологи из Чикагского университета удалили небольшую часть желудка у экспериментального животного и пересадили его под кожу груди другого животного. Пересаженная желудочная ткань хорошо снабжалась кровью, но была лишена какой бы то ни было связи с нервами. Помимо этой пересаженной желудочной ткани, у животного был также свой неповрежденный желудок. Когда исследователи вводили пищу в этот неповрежденный желудок, они обнаружили, что происходит ускоренное выделение желудочного сока. Достаточно присутствия пищи, чтобы стимулировать это выделение. Наиболее интересным было то, что часть желудка, находившаяся под кожей груди, которая не соприкасалась с пищей, также выделяла желудочный сок с большей скоростью. Очевидно, присутствие пищи стимулировало освобождение какого-то вещества в желудке. Это вещество поступало в кровь, переносилось кровью к трансплантированной ткани и стимулировало в ней выделение желудочного сока.

То, что имеется какого-то типа стимулирующее вещество, поступающее в

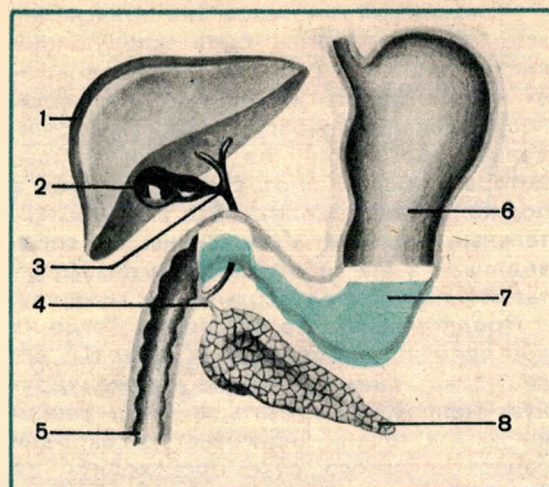
кровь, было ясно продемонстрировано, но природа этого вещества оставалась неизвестной. Можно было думать, что роль такого стимулятора выполняет одно из двух веществ. Является ли таким веществом специфический гормон, который был назван более ранними исследователями гастрином, или это другое соединение, обладающее сходным физиологическим действием? Гистамин — соединение, которое находят во многих тканях тела и которое не является специфическим ферментом, — оказывает почти такое же действие на пищеварительные ткани, как и гастрин. Имелись противоречивые и спорные доказательства в пользу существования обоих веществ.

Это соединение могло быть идентифицировано только в результате выделения и очистки вещества, вызывающего секрецию желудочного сока. Такая работа трудоемка, так как требует много знаний по химии и химической технологии. Исследователи обнаружили, что наиболее чистые препараты гастрина, которые они смогли получить, имеют сходные, хотя и не абсолютно те же свойства, что и гистамин.

С. А. Комаров, из университета Мак-Гилла в Канаде, сообщил в 1942 г., что он выделил из желудочной ткани белок, который обладает всеми свойствами гастрина и не обладает свойствами гистамина. Этот препарат гастрина не содержал гистамина, как многие более ранние препараты гастрина. Работа Комарова, так же как и недавние физиологические эксперименты, подтверждает гипотезу, которая предполагает существование специфического гормона, гастрина.

22—9. Тонкий кишечник, поджелудочная железа и печень. Тонкий кишечник представляет собой тонкую, извилистую трубку приблизительно 6,5 м длиной. Как только частично переваренная пища переходит из желудка в верхнюю часть тонкой кишки, в поджелудочной железе образуется щелочной секрет, который нейтрализует кислую пищевую массу (рис. 22—6). Каким образом стимулируется эта секреция в поджелудочной железе?

Пока в тонком кишечнике нет пищи, выделения сока поджелудочной железой почти не происходит. Это экономично: если нет пищи, которую надо переваривать, не выделяется и панкреатический



22—6. Подкисленная пища поступает в верхнюю часть тонкого кишечника и стимулирует образование гормона секретина. Секретин, проходя через кровяное русло, стимулирует образование желчи в печени и ферментов поджелудочной железы: 1 — печень; 2 — желчный пузырь; 3 — желчный проток; 4 — проток поджелудочной железы; 5 — кишка; 6 — полость желудка; 7 — подкисленная пища; 8 — поджелудочная железа.

сок. Но как это контролируется? Поджелудочная железа должна получать какой-то стимул, который и вызывает секрецию.

Ответ на это был дан в 1902 г. в работе двух английских физиологов — Бейлиса и Старлинга. К тому времени, когда они ставили свои опыты, было уже хорошо известно, что нервы должны стимулировать железы, чтобы в них происходила секреция. Удалось показать, что нервы стимулируют секрецию в поджелудочной железе. Если эти нервы раздражать, образуется панкреатический сок. Был предложен соответствующий механизм для объяснения этого результата. Ранее наблюдали, что когда пища попадает в первый отдел кишечника, туда начинает изливаться панкреатический сок. Было обнаружено, что выделение панкреатического сока стимулирует также попадание в кишечник слабой кислоты. Следовательно, пища сама по себе не является необходимой для такой стимуляции. В экспериментах Бейлиса и Старлинга была использована разбавленная кислота. Стимулирующее действие разбавленной кислоты становится понятным, если вспомнить, что пища сильно подкислена в тот момент, когда она поступает из желудка в кишечник.

Приемлемой гипотезой для объяснения этих фактов могла быть следующая: кислая пища или сама кислота раздражает нервы тонкого кишечника. Эти нервы несут сигналы к мозгу. В мозгу возбуждение передается на другие нервы, которые стимулируют секрецию сока в поджелудочной железе. Все экспериментальные результаты объяснены. Но справедлива ли эта гипотеза? Вряд ли. Попытаемся научно подтвердить эту гипотезу.

Предположим, что она верна. Тогда из нее следуют определенные выводы: если нервы, стимулирующие поджелудочную железу, перерезать, а затем ввести кислоту в тонкий кишечник, то секреции панкреатического сока происходить не будет. Бейлис и Старлинг поставили такой опыт. Они перерезали нервы, идущие к поджелудочной железе, и ввели кислоту в тонкий кишечник. Оказалось, что поджелудочная железа секретирует панкреатический сок. Следовательно, гипотеза неверна. Должен быть какой-то механизм, помимо нервной регуляции, который вызывает выделение сока поджелудочной железой. После многих экспериментов им удалось объяснить причину этого явления. Они отделили внутренний слой, выстилающий тонкую кишку, и экстрагировали эту ткань слабой кислотой. Полученный экстракт ввели в кровеносные сосуды экспериментального животного. В результате наблюдалась обильная секреция панкреатического сока.

Был сделан вывод, что в этом экстракте содержится вещество, которое стимулирует деятельность поджелудочной железы. Они назвали это вещество **секретин**. Это было первым доказательством существования гормонов. Как вы помните, гормоны — это химические вещества, которые выделяются различными тканями и оказывают специфическое действие на различные функции организма. В данном случае клетки тонкого кишечника выделяют гормон секретин, а секретин вызывает выделение панкреатического сока поджелудочной железой.

У человека и других животных, которые имеют кровеносную систему, гормоны разносятся по телу кровью. Когда секретин освобождается клетками тонкого кишечника, он разносится благодаря кровеносной системе по всему телу. Это вызывает секрецию сока поджелудочной

железой и слегка стимулирует образование желчи в печени, но не влияет ни на какие другие органы тела.

Благодаря взаимодействию кишечника и поджелудочной железы осуществляется и другая важная работа. Например, поджелудочная железа секретирует неактивное соединение **трипсиноген**. Стенки кишечника выделяют фермент, который превращает трипсиноген в **трипсин**. Трипсин, так же как и пепсин, является активным ферментом, который расщепляет белки. В поджелудочной железе образуется также липаза, которая расщепляет жиры, и амилаза, расщепляющая крахмал и сложные сахара.

Печень является другой пищеварительной железой, которая связана с тонким кишечником. Ее секрет — **желчь** — это зеленовато-желтая жидкость, которая содержит соли желчных кислот, вещества, которые расщепляют жиры на маленькие глобулы, а уже на эти глобулы действует липаза. Соли желчных кислот очень важны для переваривания жиров и для поглощения жирных кислот, а также других веществ, нерастворимых в воде. Желчь не содержит ферментов.

22—10. Переваривание и всасывание в тонком кишечнике. Окончательное переваривание пищи происходит в тонком кишечнике, в котором происходит также в основном всасывание пищи. Комбинированное действие панкреатического сока, желчи и ферментов, выделяемых тканью тонкого кишечника, вызывает расщепление питательных веществ до жирных кислот, глицерина, простых сахаров, воды и аминокислот. Все эти конечные продукты пищеварения имеют следующие общие свойства: 1) это молекулы небольшого размера, которые могут проходить через клеточные мембраны, 2) эти молекулы могут быть использованы клетками для получения энергии и 3) они могут быть использованы клетками для построения своих собственных специфических структур.

Низкомолекулярные конечные продукты пищеварения всасываются через клетки, выстилающие тонкий кишечник. Площадь поверхности тонких кишок значительно возрастает за счет миллионов маленьких выростов, называемых **кишечными ворсинками**. Каждая ворсинка содержит капилляр и лимфатический сосуд (табл. 30). Простые сахара, часть глицери-

на, аминокислоты, так же как минеральные соли и витамины, проходят через клетки ворсинок в капилляры. Продукты переваривания жиров проходят через клетки ворсинок в лимфатические сосуды и далее в кровеносную систему. Таким образом, продукты пищеварения поступают в конечном итоге во внутреннюю среду организма. Они переносятся к клеткам, где либо расщепляются с выделением энергии, либо участвуют в синтезе веществ, из которых строятся клетки организмов.

22—11. Роль толстого кишечника. Эта часть пищеварительного тракта служит главным образом для сбора и хранения непереваренных веществ. Непереваренная пища переходит из тонкого кишечника в толстый благодаря мышечным движениям, подобным движениям пищевода. Многочисленные бактерии, находящиеся в толстом кишечнике, принимают участие в образовании некоторых витаминов, газов и других соединений. По мере движения непереваренной пищи к концу толстого кишечника большое количество содержащейся в ней воды всасывается стенками толстых кишок. Таким образом, непереваренные остатки, теряя воду, становятся полутвердыми и образуют кал (или фекалии). Фекалии удаляются в конце концов через анальное отверстие, находящееся в конце пищеварительного тракта.

● Наши сведения о взаимодействии различных частей пищеварительной системы являются результатом многолетних исследований. Пищеварительные процессы и сегодня еще являются предметом исследования. В результате деятельности пищеварительной системы питательные вещества расщепляются на мелкие осколки, которые могут

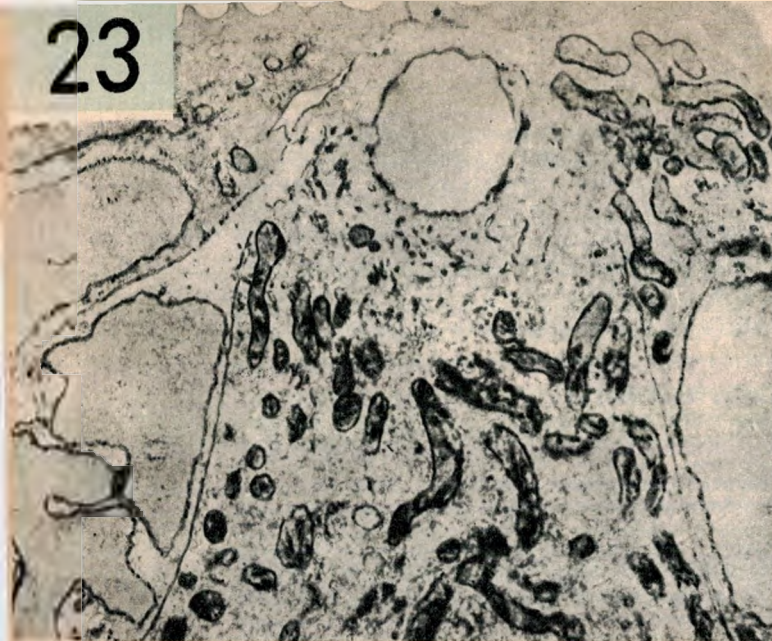
быть использованы на клеточном уровне. Молекулярные продукты пищеварения служат строительным материалом и источником энергии, поддерживая жизнь организма. Нарисуйте сводную таблицу, показав в ней функции и степень переваривания пищи в различных отделах пищеварительной системы.

◆ Проверьте себя

1. Что является главной частью пищеварительной системы человека? 2. Почему пищеварительная трубка представляет собой часть внешней среды организма? 3. Каким пищеварительным действием обладает фермент слюнных желез? 4. Каким образом пища передвигается по пищеварительному тракту? 5. Что такое желудочный сок? 6. Каким пищеварительным действием обладает пепсин? 7. Какова роль тонкого кишечника в пищеварении?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Пищеварение представляет собой процесс расщепления питательных веществ пищеварительными ферментами. Образующиеся при этом химические соединения должны быть достаточно низкомолекулярными для того, чтобы быть адсорбированными и использованными клетками. Пищеварительные ферменты образуются у растений, простейших и животных. Эти ферменты различаются у разных организмов, но функции их одинаковы. Мелкие молекулы химических веществ, образующиеся в результате пищеварения, могут быть использованы живыми клетками как источник энергии либо как строительный материал для роста и восстановления клетки. Человек, как и другие организмы, синтезирует молекулы собственного, ему присущего типа, такие, как структурные белки и ферменты, из продуктов пищеварения.



Особый тип клеток, найденных в жабрах пресноводной рыбы *Fundulus*, при увеличении в 14 000 раз (под электронным микроскопом). Эти клетки, как полагают, выкачивают избыток солей посредством активного транспорта. На микрофотографии видно множество митохондрий.

350

*

Выделительная система

Мы уже говорили, что жизнь организма зависит от жизни его клеток. Жизнедеятельность многоклеточного организма можно рассматривать как поддержание жизни отдельных клеток. Вы уже знаете, как организмы получают пищу и кислород для использования их отдельными клетками. Из организма должны также удаляться отходы, образующиеся в клетках, иначе клетки погибнут. В этой главе мы рассмотрим некоторые используемые для этого приспособления.

Закономерности выделения

23—1. Эволюция выделительных процессов. Жизнь, по-видимому, возникла в воде. Вода является растворителем, в котором протекают все процессы, связанные с жизнедеятельностью. По-видимому, растворимые в воде молекулы диффундировали внутрь и наружу тех групп молекул, которые образовывали первичную живую каплю.

Примитивные организмы удерживали те молекулы, которые были необходимы им в качестве пищи. По мере того как количество органических веществ в «горячем разбавленном супе» — первичной окружающей среде — уменьшалось, те организмы, которые могли поглощать больше необходимых им соединений и меньше ненужных, могли успешно конкурировать с другими организмами. Этот процесс избирательного поглощения необходимых веществ мог стать более совершенным с развитием мембраны, которая была проницаема лишь для некоторых веществ. Однако с возникновением такой мембраны у этих первичных групп живых молекул возникала и проблема осмотического давления. Кроме того, чтобы какая-либо живая частица могла оставить море и переселиться в другую среду — пресную воду, на сушу или в воздух, нужна была система, регулирующая содержание воды в организме. Со временем должны были развиваться различные приспособления к новым условиям существования. Среди этих приспособлений были и такие, которые обеспечивали регуляцию содержания воды и растворенных в ней веществ. Такая регуляция необходима для поддержания гомеостаза — постоянства внутренней среды организма.

Организмы, переселившиеся на сушу, должны были обладать способностью удерживать и использовать любую доступную для них воду.

Перед организмами, переселившимися в пресную воду, встала другая проблема — в их клетки поступало слишком много воды. Поскольку концентрация химических веществ в клетках и тканях этих растений больше, чем в окружающей среде, вода должна непрерывно поступать в эти клетки. Иными словами, осмотическое давление у этих организмов выше, чем в окружающей среде.

Пресноводные организмы должны либо избавиться от избытка воды, либо лопнуть. Там, где больше концентрация химических веществ, выше и осмотическое давление; там, где меньше концентрация химических веществ, ниже осмотическое давление.

Совсем иные трудности у животных, которые живут в море. Некоторые морские животные и паразиты не сталкиваются с проблемой осмотической регуляции, так как их клетки находятся в осмотическом равновесии с внешней средой. Концентрация водных молекул внутри и снаружи их тела приблизительно одинакова. Однако некоторые морские организмы состоят из клеток, осмотическое давление внутри которых ниже, чем в окружающей среде. В результате этого вода стремится выйти в окружающую среду, так что в организме должны существовать приспособления для поглощения и удержания такого количества воды, которое достаточно для поддержания жизни.

Следовательно, у живых организмов должны были развиваться различные механизмы для регуляции содержания воды и растворенных в ней веществ. Мы рассмотрим некоторые выделительные системы и проблемы выделения, свойственные различным группам организмов.

23—2. Что такое выделение? Выделение можно определить как процесс удаления вредных продуктов обмена и избытка веществ из внутренней среды. Откуда появляются эти отходы? Живые клетки находятся в состоянии постоянной активности. Даже если клетки не двигаются и не растут, они постоянно синтезируют и расщепляют химические вещества. В результате этой деятельности накапливаются побочные продукты, которые клетки не могут использовать. Эти отходы, если они накапливаются в больших количествах, могут убить живую клетку. К числу продуктов, образующихся в избытке, относятся углекислота — конечный продукт дыхания, вода, соли, являющиеся продуктами многих реакций, а также мочевины ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$), аммиак (NH_3) и мочевая кислота ($\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$), азотсодержащие побочные продукты реакций, идущих с участием белков в клетке. Одной из важнейших функций выделительной системы является удаление ядовитых остатков.

Гомеостаз — поддержание динамического равновесия процессов, происходя-

щих в организме, — весьма важен для жизни. Поддержание этих сбалансированных внутренних условий зависит от выделительной системы в той же мере, как и от пищеварительной и транспортной систем. У человека и других сложно организованных животных с закрытой кровеносной системой вещества, которые должны поступать в клетки и удаляться из них, переносятся кровью. Поэтому мы можем сказать, что выделительная система действует таким образом, что состав крови остается приблизительно постоянным.

23—3. Выделение у растений. Растения, в общем, не имеют какой-либо специальной выделительной системы. Даже у наиболее высокоорганизованных растений не развились выделительные механизмы, сравнимые с выделительной системой самых примитивных животных. У крупных наземных растений углекислый газ и кислород удаляются посредством диффузии, в первую очередь через листья. Избыток воды, который не может быть удален за счет испарения, удаляется с помощью специальных образований на краях листьев. Капли воды, выделенные этими структурами, образуют частично ту росу, которая лежит на траве ранним утром (рис. 23—1).

Имеются доказательства того, что корни некоторых растений выделяют не только углекислый газ, но также и сложные органические вещества. Кроме того, многие растения выделяют в почву через корни неорганические соли. В некоторых же растениях ядовитые вещества соединяются с неорганическими солями, образуя нерастворимые кристаллы, которые остаются в растении. Поскольку ядовитое вещество нерастворимо, оно не может причинить растению вреда. Некоторые растения, которые растут на почвах, содержащих много солей кальция, способны, по-видимому, выделять избыток кальция. Этот избыток откладывается в листьях, которые в конце концов опадают.

Имеются также некоторые указания на то, что «молоко» в сосудах растений-молочников и каучуконосов используется для удаления отходов.

23—4. Выделение у простейших и многоклеточных животных. Одноклеточные организмы обычно выделяют отходы непосредственно в окружающую среду.

У многоклеточных организмов это происходит иначе — отходы выделяются в определенного рода жидкость, которая затем выносит их наружу.

Даже у простейших одноклеточных животных обычно имеются какие-то приспособления для экскреции. Чаще всего это органеллы, называемые **сократительными вакуолями**.

Основной функцией сократительной вакуоли является, по-видимому, удаление избытка воды, которая поступает в клетку благодаря осмосу. Водяные капельки скапливаются в вакуоли.

Периодические сокращения вакуоли выталкивают воду из клетки. В этой воде присутствуют также небольшие количества продукта обмена веществ, например аммиака.

Выделительные органы не обнаружены у губок и кишечнополостных. У этих животных происходит прямое выделение продуктов обмена посредством диффузии через поверхность тела, соприкасающуюся с внешней средой. У некоторых беспозвоночных выделение с помощью диффузии не может предотвратить накопление ядовитых продуктов. У большинства видов беспозвоночных, начиная с плоских червей, развились в процессе эволюции выделительные органы. У плоских червей, как и у инфузорий и гидр, вода, которая постоянно диффундирует в клетки, должна быть удалена.

У представителя плоских червей (планарии) углекислый газ и большое количество аммиака, основного азотистого

продукта обмена, удаляются простой диффузией. Однако чтобы избавиться от избытка воды, планарии необходима специальная выделительная система. Она состоит из набора трубочек, которые разветвляются и заканчиваются пламенными клетками (рис. 23—2). Каждая пламенная клетка содержит полость, которая соединена с выделительными трубками. Несколько жгутиков выступают в эту полость внутри клетки. Движения жгутиков загоняют воду в выделительные трубки. У живого животного движения жгутиков напоминали первым наблюдателям колеблющееся пламя свечи — отсюда и произошло название пламенных клеток.

У кольчатых червей, например у дождевого червя, удаление углекислоты происходит главным образом через кровеносную систему. Однако у них имеются и выделительные каналы. Почти в каждом сегменте тела червя имеется пара таких канальцев (рис. 23—3). Жидкость, в которой содержатся продукты обмена, сначала поступает в воронкообразное отверстие, находящееся в одном сегменте, а затем продвигается назад, к следующему сегменту, где каналец окружает множество кровеносных сосудов. Каждый каналец начинается в полости тела и выходит наружу. Выделительные канальцы выносят наружу из полости тела продукты обмена.

Дождевой червь имеет также специализированные клетки, адсорбирующие продукты обмена. Эти клетки находятся в различных частях тела, особенно много их в стенке кишечника, обращенной в полость тела. Эти клетки накапливают продукты обмена из крови, отделяются от наружной стенки кишечника и свободно плавают в полости тела. Затем эти заполненные шлаками клетки внедряются в стенку тела, а сами шлаки откладываются в пигментном слое, который защищает лежащие внутри ткани от ультрафиолетового облучения.

У кузнечика используются иные механизмы для удаления продуктов обмена. Углекислота у этих насекомых удаляется через трахеи. Кузнечик имеет также специализированные выделительные канальцы, которые называются **мальпигиевыми трубочками**. Они были открыты Мальпиги, который, как вы помните, открыл капилляры. Одним концом мальпигиевые канальцы открываются в пищеваритель-

352

23—1. Водяные капельки, выделенные травинками.



ную трубку, другой конец канальца находится в кровеносных синусах. Выделительные трубочки извлекают продукты обмена из крови и переносят их в пищеварительный тракт, откуда эти шлаки выходят наружу через анальное отверстие.

Основным азотистым продуктом обмена у кузнечика является мочевая кислота. Наиболее важным свойством этого соединения является то, что оно почти нерастворимо в воде. Поэтому кузнечику не нужна вода, чтобы хранить кристаллы мочевой кислоты в выделительных трубочках. Эти кристаллы переходят в пищеварительный тракт и выходят наружу вместе с непереваренной пищей.

Аммиак очень ядовит для клеток, а мочевина несколько менее ядовита. Мочевая кислота не ядовита для клеток вовсе. То, что кузнечик выделяет мочевую кислоту, а не аммиак и мочевину, — одно из эволюционных приспособлений к наземной жизни. Аммиак — основной азотистый продукт выделения лишь у тех животных, которые очень малы и вокруг которых имеется масса воды для вымывания продуктов обмена. Мочевина также выделяется только тогда, когда животное обитает в такой среде, где имеется большое количество воды. Человек выделяет мочевину, но с таким большим количеством воды, что концентрация мочевины всегда

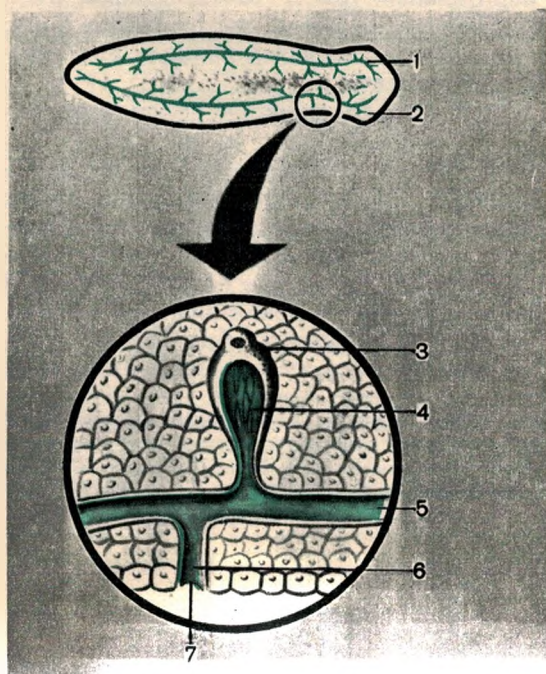
низка. В день требуется по крайней мере литр воды, чтобы удалить мочевину, образующуюся в наших клетках.

Рептилии и птицы похожи на насекомых тем, что они выделяют азот в виде мочевой кислоты. У этих животных экскреция происходит с очень небольшой потерей воды. В этом отношении обе группы приспособлены к одинаковому образу жизни на суше, где поступление воды в организм часто лимитировано. Мы знаем достаточно об эволюции насекомых и птиц, чтобы понять, что их выделительные системы развивались независимо. Таким образом, тот же самый основной физиологический процесс эволюционировал одинаково у двух разных групп.

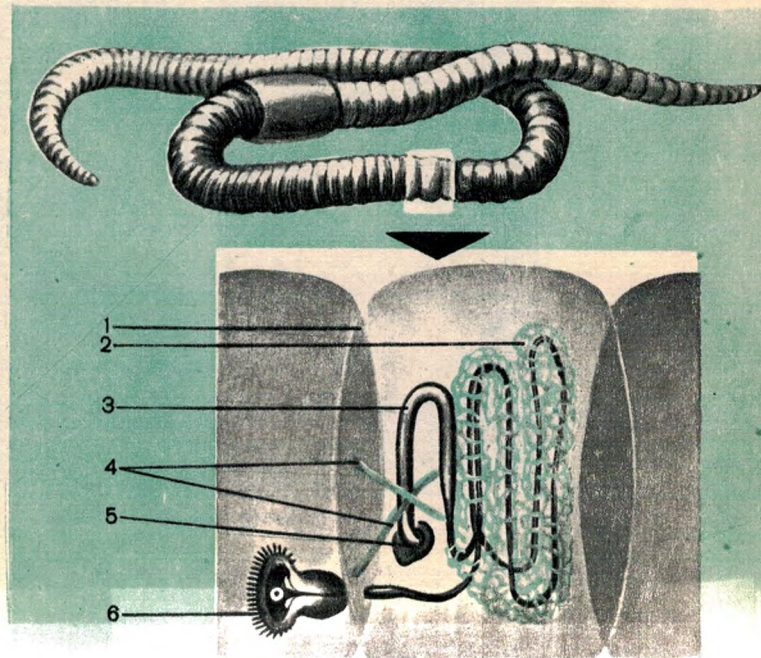
У высших животных в процессах выделения участвуют различные органы. Например, у человека в почках образуется моча, которая представляет собой концентрированный раствор продуктов обмена в воде. В потовых железах кожи образуется пот. В печени образуется желчь, которая содержит фрагменты разрушенных кровяных телец. Благодаря деятельности легких удаляется углекислый газ. Поскольку эти органы работают совместно, было бы хорошо изучить их все. Однако это было бы трудно сделать, картина сильно усложнилась бы. В организме происходят одновременно сотни процессов. Выделительные органы либо извлекают,

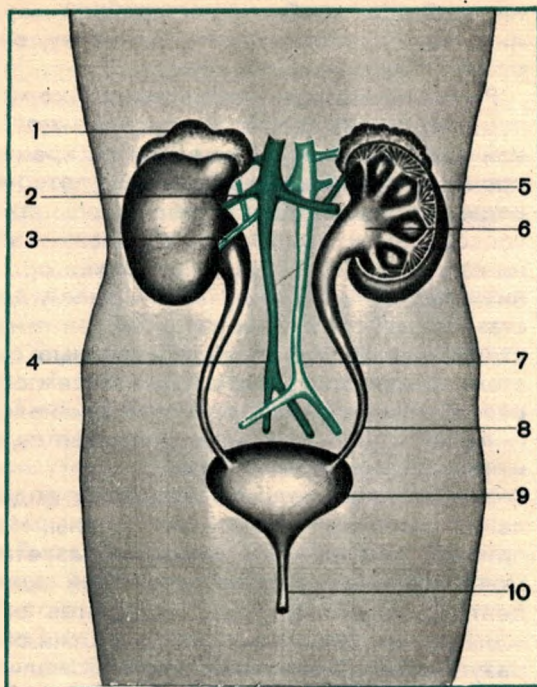
353

23—2. Выделительные пламенные клетки плоского червя (увеличено): 1—выделительный канал; 2—пламенные клетки; 3—пламенная клетка; 4—жгутики; 5—выделительный канал; 6—выделительный проток; 7—выделительная пора.



23—3. Увеличенный сегмент тела дождевого червя, на котором показано строение нефридии: 1—перегородка; 2—капилляры, окружающие трубку; 3—мочевой пузырь; 4—кровеносные сосуды; 5—выходное отверстие; 6—воронка.





354

23—4. Положение почек внутри тела. Отметьте связь между почками, кровеносными сосудами и мочеточниками: 1 — надпочечник; 2 — почечная вена; 3 — почечная артерия; 4 — нижняя полая вена; 5 — почка; 6 — почечная лоханка; 7 — аорта; 8 — мочеточник; 9 — мочевой пузырь; 10 — мочеиспускательный канал.



либо добавляют вещества к жидкостям тела. Конечным результатом этого является поддержание сбалансированных условий внутренней среды.

● Живые клетки непрерывно строят и разрушают химические соединения. Некоторые конечные продукты этой деятельности, накапливаясь, становятся ядовитыми для клеток. В процессе эволюции у организмов развилось множество путей для удаления продуктов обмена и избытка веществ из среды, непосредственно окружающей клетки.

◆ Проверьте себя

1. Что означает термин «экскреция» (выделение)?
2. Как происходит выделение у растений? 3. Каков способ выделения у многих простейших? 4. Как удаляются продукты обмена у губок и кишечно-полостных? 5. Какова выделительная система у плоских червей? 6. Как происходит удаление продуктов обмена у дождевого червя?

Выделительная система позвоночных

23—5. Выделительная система человека.

Г. Смит, американский ученый, работающий над проблемами выделения, назвал почки главным химиком внутренней среды. Он обратил внимание, что тонкая регуляция состава тканевых жидкостей зависит в основном от почек. В кишечном тракте поглощается множество разнообразных веществ, независимо от того, нуждаются в них организм или нет. Например, яды легко попадают в кровь через пищеварительный тракт. Почки, однако, регулируют состав крови, протекающей через них, выделяя избыток чуждых для организма веществ.

Чтобы понять функцию почек, надо сначала ознакомиться с их строением (рис. 23—4). Человеческая почка представляет собой бобовидный орган около 10 см длиной. Почки лежат по обе стороны от средней линии задней стенки брюшной полости на уровне поясницы. Каждая почка состоит приблизительно из миллиона микроскопических образований, назы-

Рис. 23—5. На этой электронной микрофотографии — стенка извитого канальца. Она состоит из одного слоя клеток, в которых видно большое количество митохондрий.

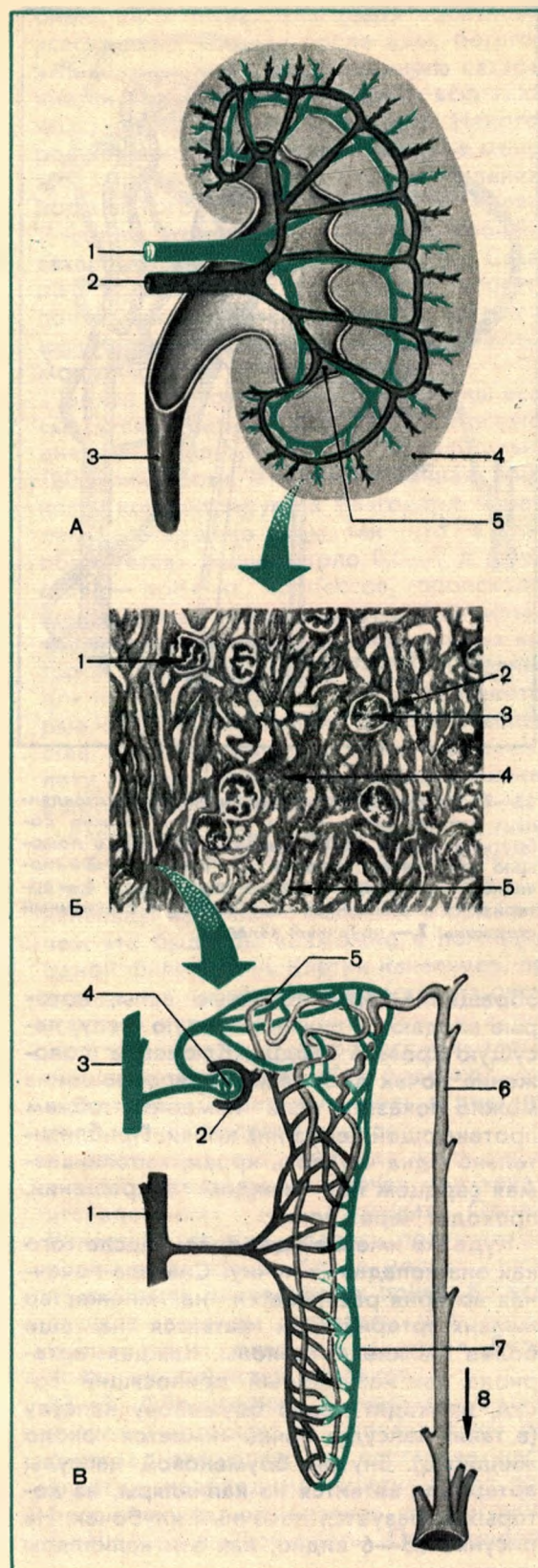
ваемых нефронами. Это рабочие единицы почки. Каждый нефрон состоит из двух основных частей: длинной и тонкой выделительной трубочки — почечного канальца и шаровидного клубка капилляров — почечного клубочка. Расширенный конец каждого канальца закрыт и образует так называемую боуменову капсулу. Боуменова капсула окружает почечный клубочек приблизительно так же, как наполовину спущенный резиновый мяч будет облегать кулак, если на него надавить.

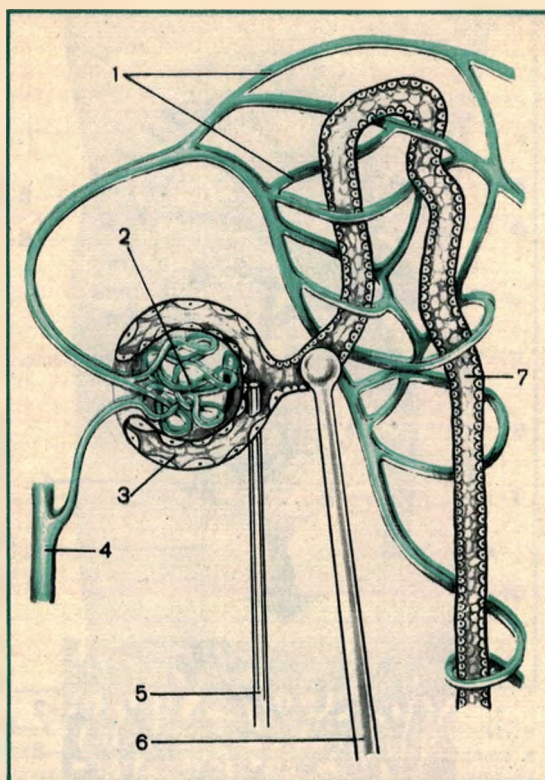
Каналец, начинающийся у боуменовой капсулы, очень длинный. Он очень сложно извит. Стенка канальца состоит лишь из одного слоя клеток (рис. 23—5). Каждый каналец через сложную систему трубок открывается во внешнюю среду. Поэтому внутреннюю часть канальца можно считать частью наружной среды. Кровь, тесно контактирующая со стенками капилляров, находится также в контакте с клетками канальца. Нефрон, следовательно, соприкасается как с внутренней средой — кровью, так и с внешней средой. Таким образом, клетки, образующие стенку нефрона, находятся в таких условиях, что они могут регулировать состав тканевых жидкостей.

Почечные канальцы впадают в трубочки несколько большего размера, называемые собирательными. Последние соединены с еще большего размера трубками, которые впадают в центральную полость почки — почечную лоханку. Полость лоханки переходит затем в длинную трубку — мочеточник, который ведет в мочевой пузырь. Лоханка, мочеточник, мочевой пузырь представляют собой канал между нефроном и наружной средой. Жидкость, образуемая почками, — моча — проходит через эту систему каналов.

23—6. Кровоснабжение почек. Для правильного понимания деятельности почек важно знать, как кровь поступает в почки. Каждая почка снабжается кровью из аорты через почечные артерии (рис. 23—6). После того как кровь пройдет через почки, она вновь возвращается в круг крово-

23—6. А — общее строение почки: 1 — артерия; 2 — вена; 3 — мочеточник; 4 — почка; 5 — почечная лоханка. Б и В — схема нефрона: 1 — вена; 2 — боуменова капсула; 3 — артерия; 4 — почечный клубочек; 5 — каналец; 6 — собирательная трубочка; 7 — капилляры; 8 — путь мочи к почечной лоханке.





23—7. Блокирование канальца нефрона стеклянным стерженьком. Таким способом можно собрать жидкость из боуменовой капсулы с помощью стеклянной пипетки: 1 — капилляр; 2 — почечный клубочек; 3 — боуменова капсула; 4 — артерия; 5 — стеклянная пипетка; 6 — стеклянный стержень; 7 — почечный каналец.

обращения через почечные вены, которые впадают в нижнюю полую вену, несущую кровь в сердце. Ключевое положение почек в системе кровообращения можно показать, если измерить объем протекающей через них крови. Приблизительно одна четверть крови, выталкиваемая сердцем при каждом сокращении, проходит через почки.

Куда же именно идет кровь, после того как она попадает в почку? Сначала почечная артерия распадается на множество мелких артерий. Они ветвятся на еще более мелкие артериолы. Каждая артериола, так называемый приносящий сосуд, проходит через боуменову капсулу (а таких капсул в почке имеется около миллиона). Внутри боуменовой капсулы артериола ветвится на капилляры, из которых образуется почечный клубочек. На рисунке 23—6 видно, как эти капилляры

затем сливаются, образуя вторую артериолу — выносящий сосуд, который вновь разветвляется на капилляры, извивающиеся вокруг канальца нефрона. Эти капилляры, оплетающие канальцы нефрона, сливаются в вены, которые отводят кровь из почки. Такая система кровеносных сосудов обеспечивает очень тесный контакт между клетками почки и тканевыми жидкостями.

23—7. Почечная фильтрация. Большинство теорий, касающихся деятельности почек, основывается на строении нефрона. Его строение известно с 1842 г. Немецкий ученый Ц. Людвиг предположил, что давление крови просто «выдавливает» жидкость из почечного клубочка в боуменову капсулу. Он решил, что моча по составу почти идентична плазме; единственным отличием является отсутствие в ней белка. Однако моча, которая находится в мочевом пузыре, существенно отличается по составу от плазмы. Людвиг не мог объяснить разницу между тканевой жидкостью и мочой. Впоследствии было выдвинуто множество спорных теорий. Ученые, работавшие в этой области, вели энергичные дискуссии. Большинство теорий основывалось только на знании структуры нефрона и состава мочи. В то же время проводилось очень мало работ по изучению деятельности нефрона. Нефрон был слишком мал, и используемые в то время методы были непригодны для этой цели.

С развитием экспериментальной техники, в 1928 г. удалось показать, что Людвиг был частично прав. Было показано, что кровь попадает в капилляры почечного клубочка под большим давлением. Высокое кровяное давление выталкивает жидкость из капилляра в боуменову капсулу. Этот процесс называли фильтрацией. Тонкая клеточная мембрана капилляра, имеющая толщину всего 0,001 мм, играет, как полагают, пассивную роль при прохождении через нее жидкости.

Используемая техника была усовершенствована двумя американскими учеными — А. Н. Ричардсом и Д. Г. Верном. Они изготовили мельчайшие стеклянные трубочки, достаточно малые для того, чтобы сделать пункцию боуменовой капсулы нефрона лягушки. Вы сможете представить себе трудность проведения этой работы, если вспомните, что самая крупная капсула у лягушки имеет в диаметре лишь

0,3 мм. Один из стеклянных капилляров вводили в боуменову капсулу. Затем маленький стеклянный стержень вводили в почечный каналец, чтобы блокировать вытекание жидкости из капсулы (рис. 23—7). Таким образом, жидкость, по мере того как она фильтровалась через клубочек и собиралась в капсуле, могла быть отведена через стеклянную пипетку. Эту жидкость, так же как и образцы плазмы, анализировали и сравнивали их химический состав. Было показано, что жидкость из капсулы имеет по существу тот же состав, что и плазма, отличаясь лишь отсутствием белков.

Химический анализ показал, что эта жидкость содержит глюкозу, соли и другие химические вещества.

Постоянная убыль глюкозы, солей и воды из крови за счет фильтрации в нефроне могла бы оказаться губительной. Например, было установлено, что у человека вся вода, содержащаяся в плазме (2 или 3 л), фильтруется через каналцы всего лишь за 20—30 минут. Если бы происходила только фильтрация без обратного поступления воды в кровеносную систему, вся жидкость была бы отведена почками из крови за полчаса. Поскольку жизнь при этом не могла бы продолжаться, следовало предположить, что должны существовать механизмы для возвращения воды в кровь.

23—8. Обратное всасывание и активная экскреция. А. И. Ричардс и А. М. Уолкер использовали описанный метод для изучения жидкости из разных участков почечного каналца лягушки. Они измеряли содержание воды и химических веществ по мере прохождения жидкости через каналцы. Было обнаружено, что моча отличается от жидкости, находящейся в капсуле. Отсюда они сделали вывод, что при движении жидкости через нефрон полезные вещества адсорбируются клетками, тонкий одноклеточный слой которых образует стенку почечного каналца. Благодаря этому многие вещества вновь поступают в кровяное русло через капилляры, окружающие почечные каналцы. Экспериментальные данные свидетельствуют, что обратное всасывание необходимых организму веществ клетками каналцев происходит в результате активного транспорта.

После того как глюкоза попадает за счет фильтрации в нефрон, она снова со-

бирается в почках благодаря обратному всасыванию. Однако после еды, богатой углеводами, когда в крови много сахара, клетки почек не могут всосать всю глюкозу, находящуюся в фильтрате. Некоторое количество глюкозы попадает в мочу; этот процесс ведет к восстановлению нормального уровня сахара в крови. У людей, страдающих диабетом, уровень сахара в крови постоянно повышен. Сахара в крови больше, чем могут всосать почки; следовательно, наличие сахара в моче является одним из важных симптомов диабета.

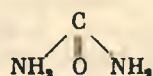
Более 95% отфильтрованной воды всасывается обратно. Установлено, что ежедневно фильтруется приблизительно 180 л жидкости. Эта разбавленная жидкость концентрируется благодаря обратному всасыванию воды, так что в день образуется лишь около 0,5—1 л мочи. Моча — продукт процессов, происходящих в почках, представляет собой сильно измененную кровь. Это жидкость, из которой большинство веществ, полезных для клеток, возвращено в кровь. Некоторые соли, аминокислоты и другие вещества, включая мочевину и мочевую кислоту, также вновь всасываются в почках в кровь вместе с водой и глюкозой.

Различные типы веществ по-разному всасываются в почках. Некоторые лекарства и красители поступают в почечные каналцы из крови с большей скоростью, чем это было бы возможно с помощью одной фильтрации. Клетки каналцев, по видимому, поглощают вещества из окружающих капилляров посредством активного транспорта. Этот процесс называется активной экскрецией. Как полагают, она играет лишь небольшую роль в деятельности почек человека.

Напомним, что большая часть наших знаний о деятельности почек получена в исследованиях на лягушках. Однако Уокеру и другим удалось получить образцы жидкости из более мелких капсул и каналцев человеческих почек. Во всех случаях анализы показали, что состав фильтрата и плазмы, исключая белок крови, по существу одинаков.

23—9. Образование мочевины. Аминокислоты, которые не использованы для синтеза, разрушаются, поставляя часть энергии, необходимой клетке. Этот процесс включает отщепление аминогруппы ($—NH_2$) от аминокислоты. При отщепле-

нии аминогрупп образуется аммиак. В печени большая часть аммиака превращается в менее ядовитое вещество — мочевину:



Молекула мочевины образована путем соединения двух аминогрупп с углеродом и кислородом. Аминогруппы отделяются от двух молекул аминокислоты. Можно использовать, например, аминокислоту аланин. Реакция начинается с двух молекул аланина. В реакции, контролируемой ферментом, две молекулы аланина соединяются с молекулой кислорода. Затем отделяются две молекулы аммиака. Две оставшиеся молекулы образуют пировиноградную кислоту. Вы помните, вероятно, что пировиноградная кислота играет важную роль в процессе клеточного дыхания.

Вернемся теперь к молекулам аммиака. В высоких концентрациях он ядовит, но молекулы его быстро соединяются,

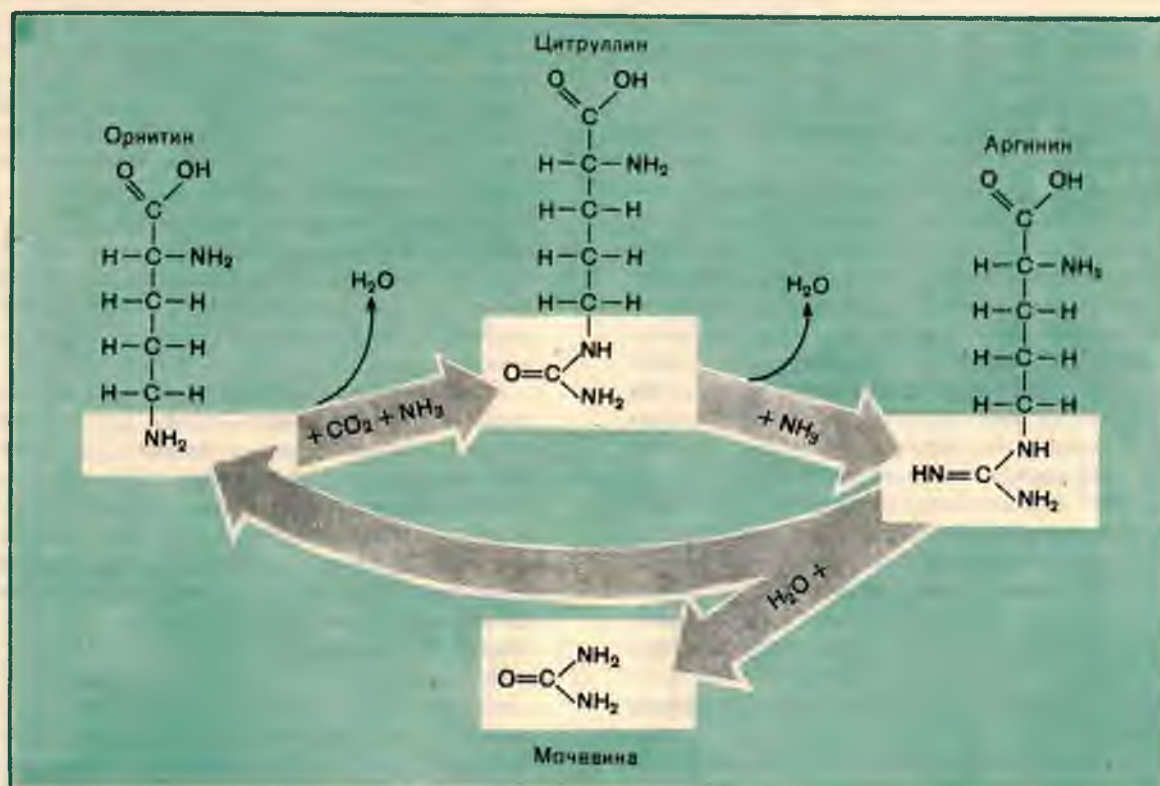
образуя мочевину. В клетках имеется специальный путь образования молекул мочевины.

Сначала одна из молекул аммиака и молекула двуокиси углерода соединяются с орнитином. В результате реакции образуется цитруллин. Цитруллин соединяется с другой молекулой аммиака и образует аргинин. Затем аргинин соединяется с молекулой воды, отщепляется молекула мочевины, и образуется орнитин, с которого начинался этот цикл. Здесь мы имеем дело с биохимическим циклом, который называется орнитиновым. При каждом обороте цикла в реакцию вступают две молекулы аммиака и образуется одна молекула мочевины. При этом не разрушается ни одной молекулы орнитина, они используются снова и снова (рис. 23—8).

Мочевина, которая образуется в печени и в меньшем количестве в других клетках, проходит через капилляры. Она переносится кровью по телу и удаляется из крови при прохождении через почки.

358

23—8. Основные стадии орнитинового цикла.



23—10. Регуляторная функция почек. Важной функцией почек является поддержание баланса воды между тканевыми жидкостями и клетками. Содержание воды в жидкостях, омывающих клетки, должно быть точно уравновешено с содержанием воды в самих клетках. В противном случае под влиянием осмотического давления избыточные количества воды будут либо входить в клетки, либо выходить из них.

Если осмотическое давление в клетках становится слишком большим, они будут лопаться и разрываться. Клетки могут также погибнуть, если им не хватает воды. Например, если человек выпьет много морской воды, то за счет осмоса его ткани обезвоживаются, и он в результате умирает. Морская вода содержит около 3% солей, а содержание солей в нашей крови составляет приблизительно 1%. Когда морская вода попадает в кровь из пищеварительного тракта, содержание солей в крови возрастает до 3%. Чем больше молекул соли приходится на единицу объема крови, тем меньше на эту единицу приходится молекул воды. Тотчас же начинается движение воды из прилегающих клеток в кровеносную систему, приводящее к увеличению объема крови.

Функцией почек является поддержание постоянного уровня солей и других веществ в нашей крови. Таким образом, избыток солей и воды удаляется из крови. Однако в лучшем случае в почках может образовываться 2%-ный солевой раствор. Таким образом, на каждый литр морской воды, содержащей 3% солей, выпитой потерпевшим кораблекрушение, должны образовываться 1,5 л мочи, содержащей 2% солей. Чтобы избавиться от солей, из тела человека должен выделяться больший объем мочи, чем объем поглощенной морской воды. Лишние 0,5 л воды, оказавшиеся в моче, извлекаются из тканевых жидкостей. На каждый литр выпитой морской воды человек теряет 0,5 л воды из тканевых жидкостей. Ткани дегидратируются, и наступает смерть.

Почки выделяют также избыток кислот и щелочей. Таким образом они регулируют pH крови.

23—11. Адаптация выделительных процессов у позвоночных. Сохранение воды очень важно для животных, живущих на суше. Большая часть воды всасывается

обратно в почках, поэтому моча более концентрирована, чем плазма. У пресноводных организмов возникает другая проблема. Как мы уже говорили, избыток воды стремится войти в их клетки, так как в теле этих животных содержится больше химических веществ, чем в окружающей среде. У таких организмов, как пресноводные рыбы, хорошо развиты нефроны, которые служат для выведения этого избытка воды.

Другой важной проблемой для пресноводных рыб является потеря ими солей из внутренней среды. Потеря солей хорошо балансируется благодаря активному транспорту солей в кровеносную систему через жабры и обратному всасыванию солей в канальцах нефронов.

Клетки многих морских рыб находятся в состоянии осмотического равновесия с внешней средой. Концентрация водных молекул внутри тела и снаружи приблизительно одинакова. Однако осмотическое давление крови морских костистых рыб ниже, чем осмотическое давление морской воды. Таким образом, вода стремится выйти из тела животного. Восполнение убыли воды может происходить только в результате потребления морской воды, а каждый глоток такой воды сопровождается поступлением солей. Эти условия создают проблему удаления солей. Соли удаляются из крови через жабры, а вода, необходимая для тканей тела и для образования мочи, остается в организме. Если бы рыбы избавлялись от солей, выделяя большое количество мочи, то для этого им надо было бы выпивать больше морской воды. Однако у костистых рыб не могут образоваться большие количества мочи, так как их почечные клубочки не развиты или, у некоторых групп, отсутствуют совсем. Выделение продуктов обмена и избытка веществ происходит прямо в почечных канальцах. Это приводит к ликвидации процесса фильтрации и является важным приспособлением для сохранения воды.

359

● У животных с закрытой кровеносной системой, таких, как позвоночные, благодаря деятельности организма в целом поддерживается жизнь индивидуальных клеток. Процессы фильтрации, обратного всасывания и активной экскреции позволяют позвоночным

жить в различных условиях. Эти процессы являются основными в регуляции и поддержании постоянства внутренней среды, которое необходимо для жизни клеток организма.

◆ **Проверьте себя**

1. Что такое нефрон? 2. Какова функция клубочков? 3. В чем заключается функция капилляров, окружающих длинные и тонкие почечные канальцы? 4. Какую функцию выполняет почечная лоханка? 5. Что такое почечная фильтрация? 6. Что такое обратное всасывание? 7. Каково значение экспериментов Ричардса и Верна? 8. Как образуется мочеви́на?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Все организмы сталкиваются с проблемой удаления продуктов обмена и избытка химических веществ. Организмы поддерживают и регулируют свою внутреннюю среду различными путями. Регуляция у некоторых простейших происходит с

помощью сократительных вакуолей. У плоских червей имеются пламенные клетки, которые поглощают жидкость из полостей, имеющих в ткани, и переносят ее в выделительные канальцы. Выделительные трубки дождевых червей и мальпигиевы трубочки насекомых — еще один пример выделительных структур, функцией которых является регуляция внутренней среды организма.

Почки — наиболее важный выделительный орган млекопитающих. Благодаря фильтрации, обратному всасыванию и, в меньшей степени, активной экскреции почки удаляют продукты обмена, но сохраняют вещества, полезные для организма. Почки могут регулировать концентрацию химических веществ в крови и, таким образом, косвенно, концентрацию веществ в тканевых жидкостях. В общем, функцией почек является поддержание динамического равновесия жизненно важных процессов в организме.

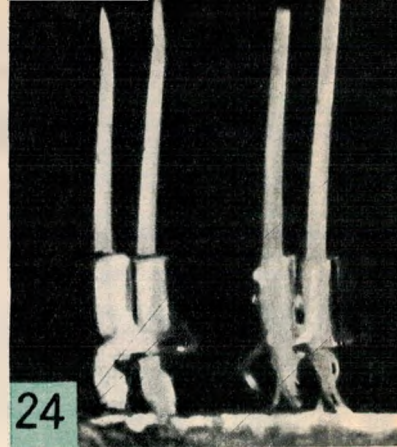


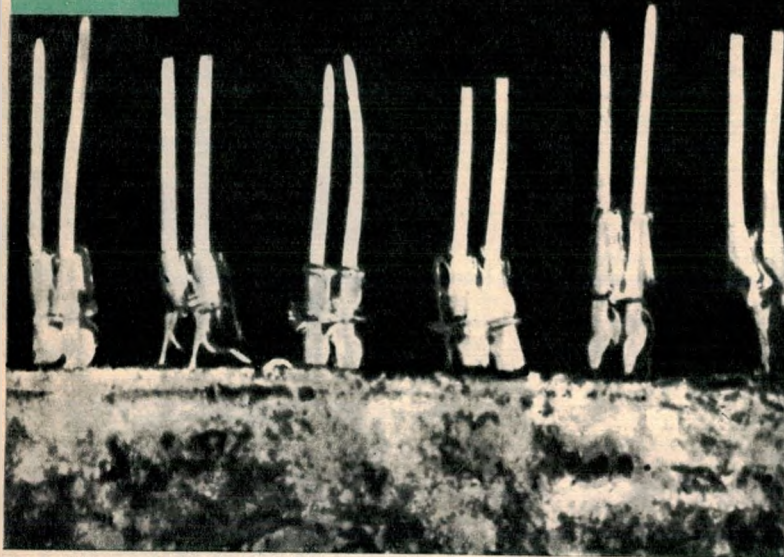
Благодаря иннервации мышц осуществляются движения организма. Здесь показаны нервные окончания в поперечно-полосатой мышце.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ: ОБЪЕДИНЯЮЩИЕ СИСТЕМЫ

Сложный организм функционирует как единое целое. Многоклеточный организм — это нечто большее, чем просто сумма его клеток. Молекулы, клетки, ткани и органы — это все усложняющиеся структуры целостного организма, но функция координирования этих структур еще более сложна. Объединение в организме осуществляется целым рядом систем, которые взаимодействуют друг с другом. В этом разделе мы ознакомимся с этими системами и теми сторонами деятельности организма, на которые они влияют.

ЧАСТЬ СЕДЬМАЯ





Серия экспериментов по регуляции роста проростков.

*

362

Регулирующие системы

К настоящему времени проделано много исследований и много написано о гормонах растений и животных. Главная цель этой главы — показать, как были сделаны открытия в этой области и как гормоны регулируют жизнедеятельность растений и животных. Мы не будем подробно описывать процесс гормональной регуляции в организме. Вместо этого мы расскажем историю открытия гормонов у растений. Затем мы покажем, как регулируется содержание одного из соединений (глюкозы) в различных частях организма. И, наконец, мы покажем, как одна из желез (щитовидная) контролирует деятельность организма.

Регуляция у растений

24—1. Открытие регулирующего механизма у растений. Часто ученый-исследователь пытается найти ответ на интересующие его вопросы с помощью экспериментов и наблюдений в своей лаборатории, но оказывается, что его замыслы основываются на открытиях, сделанных ранее другими учеными.

В 1870-х годах Чарлз Дарвин заинтересовался, почему растения изгибаются в направлении к свету. Он приступил к исследованию явления, известного под названием гелиотропизма. Дарвин указывал в своих работах, что он прочитал работы ученых, изучавших ту же самую проблему. Знакомство с литературными данными и собственные наблюдения заставили Дарвина выбрать в качестве экспериментальных растений канареечную траву (*Phalaris*) и овес (*Avena*). Он заметил, что проростки этих растений были гелиотропичны. Если семена канареечной травы или овса высаживали в темноте, то вскоре над почвой поднимались бесцветные, полые, похожие на футляр образования. Дарвин назвал их котиледонами, теперь их называют колеоптилями. Дарвин нашел, что эти колеоптили растут прямо вверх, если они находятся в темноте. Но если свет падает на них лишь с одной стороны, то они изгибаются по направлению к свету. Эта реакция на свет показана на рисунке 24—1.

Дарвину в его работе помогал его сын Фрэнсис. Они испытали множество видов растений и нашли, что некоторые реагируют на свет не так, как проростки канареечной травы и овса. Например, они нашли некоторые исключения среди выющихся растений. Вернувшись к работе на проростках канареечной травы, они исследовали чувствительность этих растений к свету. После выращивания их из семян в совершенно темной комнате они помещали горшок с проростками в 4 м от тусклой лампы. Ее свет был настолько тусклым, что карандаш, поставленный прямо перед белым листом, не отбрасывал видимой тени. Через 7 часов 40 минут все растения слегка изгибались в сторону лампы. Для других проростков исследователи увеличивали расстояние от источника света до 6,7 м. В результате растения также изгибались по направлению к свету.

Эти данные позволили Дарвину и его сыну судить о том, сколь малые количества света могут воздействовать на растения. Они покрыли горшки с проростками канареечной травы жестяными колпаками, в каждом из которых была просверлена сбоку крошечная дырка, около 1/20 дюйма в диаметре. Они помещали прямо против отверстия керосиновую лампу. Через несколько часов проростки изогнулись по направлению к крошечному отверстию (рис. 24—2).

Дарвин и его сын провели и другие опыты, направляя свет еще более тщательно только на одну сторону проростков. Они делали маленькие стеклянные трубочки, запаянные с одного конца. Часть трубочек была окрашена черным лаком. Остальные трубочки оставались прозрачными. На одной стороне черных трубочек на лаке была процарапана тонкая линия. Оба типа трубочек надевали на проростки канареечной травы, выращенной в темноте, проростки с надетыми на них прозрачными трубочками использовались в этих экспериментах как контроль. Фактором, изучаемым в эксперименте, было ничтожно малое количество света, проникающее через щели в черных трубочках. Размеры этих щелей были от 0,01 до 0,04 мм в ширину, а по длине равнялись длине трубки. Некоторые из проростков помещали так, что щель в трубке была направлена в сторону окна, а у некоторых она была направлена внутрь комнаты. Эти эксперименты показали, что для того, чтобы растение изогнулось, должна быть освещена одна его сторона целиком. Те проростки, у которых щель была обращена к окну, изгибались по направлению к свету; те же, у которых щель была обращена в комнату, не изгибались. Контрольные проростки, покрытые прозрачными трубочками, как обычно, изгибались по направлению к ок-

ну, показывая тем самым, что стеклянный колпачок не вредит им.

Проводя эти эксперименты, Дарвины решили, что, по-видимому, не нужно освещать полностью одну из сторон растения, чтобы вызвать его изгибание. Вместо того чтобы прочертить щель по всей длине черного лакированного колпачка, они стали делать щели меньшей длины. Они делали щели длиной от 0,37 до 0,75 см и шириной от 0,025 до 0,065 см. Когда Дарвин и его сын надели эти трубочки на проростки, выросшие в темноте, оказалось, что и в этом случае проростки изгибаются по направлению к свету. Они были удивлены, когда увидели, что количества света, проходившего через крошечную дырочку шириной 0,01 и длиной 0,4 см, оказалось достаточным, чтобы вызвать изгибание проростка.

Ими были поставлены такие эксперименты, в которых менялось расстояние от источника света до растений.

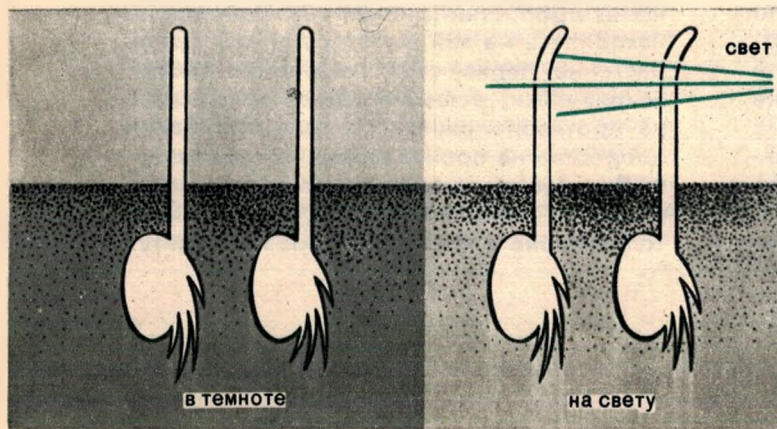
Дарвин установил, что свет действует на колеоптили «приблизительно так же, как стимул действует на нервную систему животных, а не вызывает искривления проростков путем непосредственного действия на клеточные стенки или клетки, расширения или сужения клеток». Эта гипотеза Дарвина может показаться нам странной — мы знаем, что у растений нет нервной системы.

Первая гипотеза Дарвина была такова, что реакцию искривления проростков вызывает свет, падающий на одну из сторон растения. Его эксперименты как будто подтверждали эту гипотезу. Однако те же самые эксперименты приводят исследователей к гипотезе, что верхушка колеоптиля каким-то образом контролирует искривление нижней части проростков канареечной травы.

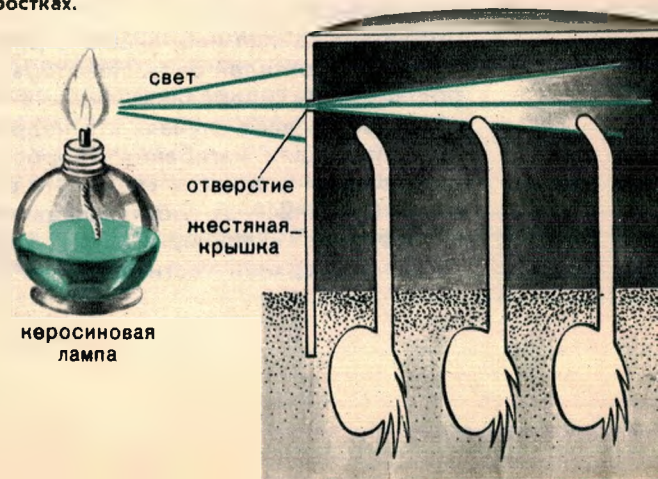
Как бы вы попытались проверить эту гипотезу? Дарвины надели тонкие ма-

363

24—1. Опыт Дарвина с проростками канареечной травы, растущими на свету и в темноте.



24—2. Опыты Дарвина с жестяными колпачками на проростках.



ленькие колпачки из фольги на верхушки проростков и поместили проростки сбоку от источника света. Эти проростки не изгибались к свету. Этот эксперимент изображен на рисунке 24—3.

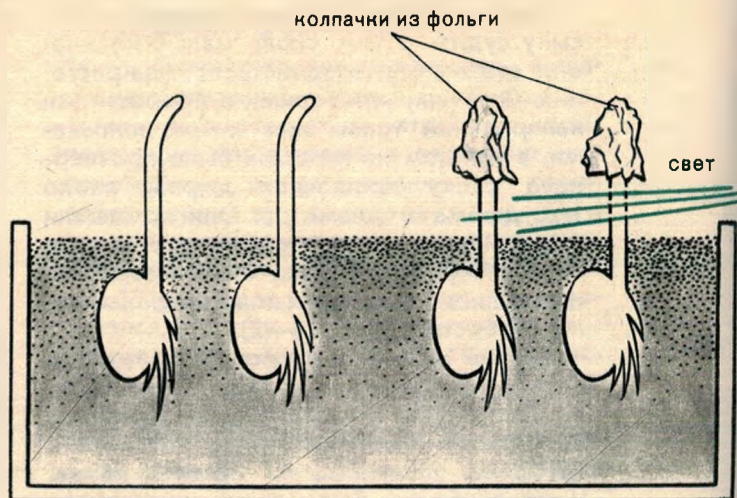
Затем Дарвины предприняли большую серию экспериментов, которая подтвердила их гипотезу и их эксперимент с колпачками из фольги. Они обрезали верхушки проростков и выставили их на свет, падавший сбоку. Обрезанные проростки не изгибались к свету, в отличие от контрольных необрезанных растений (рис. 24—4). Эти опыты подтвердили измененную гипотезу, и Дарвины заключили, «что у проростков, освещаемых сбоку, какое-то влияние передается от верхних частей растения к нижним, заставляя последние изгибаться».

Дарвины повторили многие из своих экспериментов на других растениях. Результаты с проростками овса совпадали с результатами, полученными с канареечной травой. Это позволяет предполагать, что в верхней части проростков имеется какое-то вещество, на которое влияет свет и которое передает действие света нижележащим частям проростка.

Итак, загадка начала приближаться к разрешению, но это было все, что могли сделать Дарвины для ее решения. Дарвин тщательно описал все предложенные им гипотезы и заключения в своей книге «Сила движения у растений», опубликованной в 1881 г. Верны ли выводы Дарвина? Действительно ли имеется вещество, передающее свое действие от верхушки проростка к его нижним частям? Годы работы понадобились ученым, чтобы подтвердить и расширить гипотезу Дарвина.

24—2. Работа других биологов с колеоптилями. Значительные успехи в решении этой проблемы были достигнуты немецким ботаником Фиттингом в 1907 г. Он поставил эксперимент, который положил начало периоду еще более важных успехов других ученых.

Фиттинг сделал небольшие надрезы по бокам колеоптилей овса. Некоторые проростки были надрезаны лишь с одной стороны. Во всех случаях эти надрезы не предотвращали изгибания проростков в направлении источника света. Эти результаты (рис. 24—5) подтверждают, что неизвестное «влияние» может передаваться от верхней части растения к ниж-

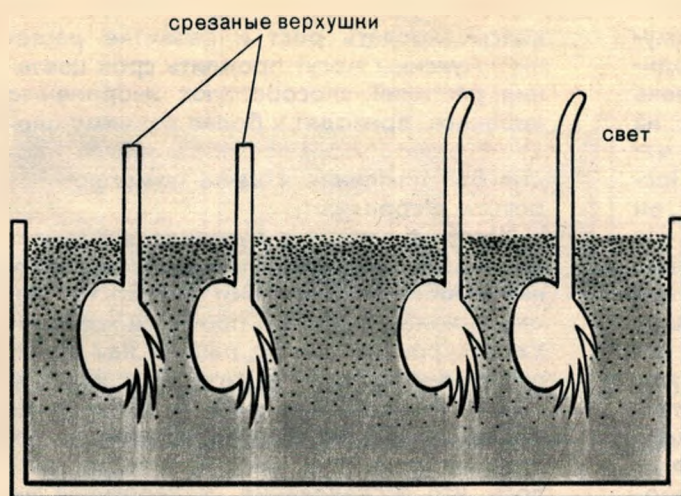


24—3. Эксперименты Дарвина с колпачками из фольги, надетыми на верхушки проростков.

ней, даже если нарушена непрерывность клеток. Отсюда возникало предположение, что этим передаваемым «влиянием» является химическое вещество, которое может свободно передвигаться между клетками.

В 1910 г. датский ботаник П. Бойсен-Йенсен поставил простой эксперимент, который четко показал, что вещество передается вниз по колеоптилю. Когда он срезал верхушки колеоптилей овса, он наблюдал, как и Дарвины, что колеоптилю не отвечают на воздействие света. Но он двинулся на одну ступеньку дальше Дарвина. Он приклеил желатином отрезанную верхушку к колеоптилю. В этом случае колеоптиль изгибался по направлению к свету. Неизвестное вещество проходило через слой желатина к нижним частям проростка (рис. 24—6).

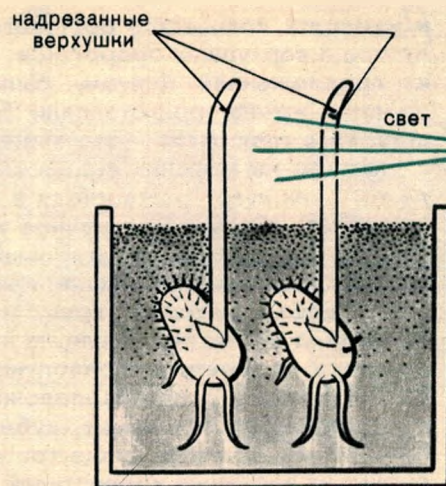
Через год Бойсен-Йенсен поставил эксперимент, показавший, как вещество движется вниз по проростку. Он вставлял тонкие слюдяные пластинки ниже верхушки колеоптиля и прерывал таким образом путь прохождения вещества через проростки (рис. 24—7). Если слюда находилась на той же стороне, откуда на растение падал свет, проросток вскоре искривлялся; если же слюда находилась на противоположной стороне, изгибания проростка не происходило. Из этого опыта был сделан вывод, что вещество, влияющее на изгибание стебля, движется по той стороне растения, которая находится



24—4. Опыт с проростками, у которых были срезаны верхушки.

дальше от источника света. Можно было думать, что пластинка слюды, помещенная на той стороне проростка, которая не освещена, блокирует прохождение этого вещества, поэтому эти растения не изгибаются. Бойсен-Йенсен высказал предположение, что вещество, вызывающее изгибание проростков, является ростовым веществом. Поскольку клетки на одной стороне coleoptили получают это вещество, они растут быстро. Клетки, не получающие его, не могут расти столь же быстро. В результате этого coleoptиль изгибается в ту сторону, с которой клетки растут медленнее.

Дополнительные эксперименты подтвердили гипотезу Бойсена-Йенсена. В 1918 г. венгерский ботаник А. Пааль обрезал верхушки coleoptилей и затем поместил их вновь на обрезанные coleoptили, но сместил их от центра по сравнению с исходным положением. Когда этот эксперимент был проделан в отсутствие освещения, были получены удивительные результаты. Coleoptиль изгибался в сторону, противоположную той, на которую была помещена обрезанная верхушка. Эти результаты были объяснены следующим образом. В затемненной комнате стимулирующее рост вещество равномерно распределено в верхушке coleoptили. Когда эту верхушку передвигают к одной из сторон обрезанного coleoptили, стимулирующее рост вещество может продвигаться вниз только по той стороне coleoptили, к которой сдвинута верхуш-



24—5. Опыты Фиттинга с проростками овса.

ка. Противоположная сторона не получает этого вещества. Вследствие этого сторона получающая «стимулятор роста», растет быстрее, чем противоположная, и coleoptиль изгибается (рис. 24—8).

Если в этих экспериментах coleoptили изгибаются в отсутствие света, тогда почему изгибание нормального coleoptили происходит под влиянием света? Ответ на этот загадочный вопрос был высказан следующим: ростовое вещество — «стимулятор роста», находящийся в верхушке coleoptили, растущего в темной комнате, равномерно распределен по верхушке. Когда верхушка coleoptили подвергается действию света, последний вызывает неравномерное распределение ростового стимулятора. Большая часть этого вещества движется к неосвещенной стороне верхушки, а оттуда к нижним частям coleoptили. Оно стимулирует более быстрый рост клетки на затененной стороне по сравнению с клетками освещенной стороны. Этот неравномерный рост вызывает изгибание coleoptили по направлению к свету.

Через несколько лет, в 1926 г., это объяснение привело русского ученого Н. Г. Холодного к важному обобщению. Согласно его гипотезе, все искривления, наблюдающиеся при росте и связанные с внешними стимулами, образуются в результате неравномерного распределения ростовых стимуляторов в растении.

Через два года ботаник Ф. В. Вент разработал методы, позволяющие выделять

и измерять количества ростового стимулятора в верхушках проростков. Методика, предложенная Вентом, была очень проста. Сначала приготавливали блоки из агарового геля. Агар — это вещество, извлекаемое из морских водорослей. После того как агар растворится в воде, он застывает, образуя прозрачное желе. На поверхности маленьких агаровых блоков ставили срезанные верхушки проростков овса. Через некоторое время верхушки убирали, а блоки помещали на края обрезанных проростков. Колеоптиль изгибалась в сторону, противоположную той, к которой был приложен кубик агара (рис. 24—9). Ростовое вещество диффундирует из верхушек колеоптилей в агаровые блоки. Результат тот же самый, что и в экспериментах Пааля: искривление происходило в сторону, противоположную той, на которой находился источник ростового стимулятора. Вент считал, что можно использовать агаровые блоки и верхушки колеоптилей для измерения количества ростового вещества. Он использовал степень изгиба обрезанного колеоптиля как показатель количества ростового вещества, диффундировавшего в агар. Таким образом он смог показать, что затененная сторона колеоптиля содержит вдвое больше ростового вещества, чем освещенная сторона.

24—3. Ауксины — гормоны растений. Работы Вента привели к разработке химических методов анализа ростового стимулятора другими исследователями. В одной из таких работ было обнаружено, что ростовой стимулятор является одним из веществ группы гормонов растений, которые мы теперь называем ауксинами. **Гормоны растений** — природные органические вещества, которые регулируют рост и другие функции растений. **Ауксины** — специфические гормоны, контролирующие рост растений.

История исследования ауксинов — это история развития новой области в биологии. Она показывает, как растительные гормоны обеспечивают внутреннюю регуляцию у растений. Гормоны растений образуются в малых количествах в одних частях растений и действуют на его другие части.

Изучение природных ауксинов привело к синтезу искусственных ауксинов. Они теперь используются для многих целей, помогая фермерам и садоводам лучше

контролировать рост и развитие растений. Ауксины могут продлить срок цветения растений, способствуют укоренению черенков, приводят к более раннему плодоношению, вызывают образование плодов без опыления и даже помогают бороться с сорняками.

История открытия ауксинов показывает, как на основании исследования частных проблем возникают гипотезы, как они видоизменяются в процессе исследования. Для того чтобы решить как будто простую проблему — изгибание колеоптилей, понадобилась работа многих исследователей, основанная на работах их предшественников. Многие годы казалось, что исследования колеоптилей не имеют никакого практического приложения. Однако когда, наконец, были открыты ауксины, приобретенные знания были использованы для практических целей — повышения урожая и регулирования роста растений.

● *Взаимопроникновение фактов и идей проиллюстрировано историей открытия гормонов растений, названных ауксинами. История исследования ауксинов — это лишь небольшая часть исследований сложной проблемы гормонов растений.*

◆ Проверьте себя

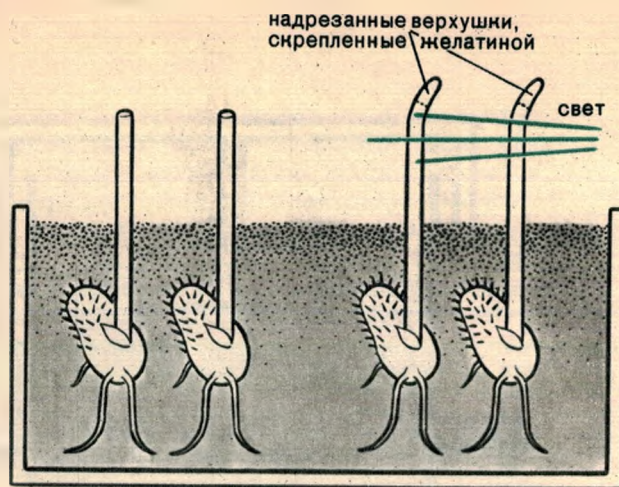
1. Что такое колеоптиль? 2. Обнаружил ли Дарвин, что все растения одинаково реагируют на свет? Объясните подробнее. 3. Какой вклад был сделан Фиттингом в наши знания о гелиотропизме? 4. Что нового внес Бойсен-Иенсен в наши знания о гелиотропизме? 5. Каков вклад Холодного в изучение процессов изгиба проростков?

Регуляция у животных

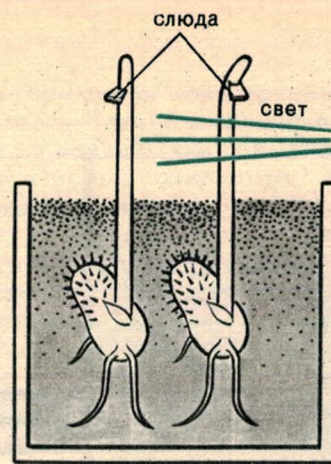
24—4. Регуляция как основа гомеостаза.

Почти сто лет назад Клод Бернар высказал мысль, что многие функции организма скоординированы так, как будто они «направляются невидимым гидом». Более того, он назвал эту регуляцию наиболее замечательной характеристикой живых существ. Эта регуляторная деятельность обеспечивает поддержание гомеостаза — постоянства внутренней среды организма.

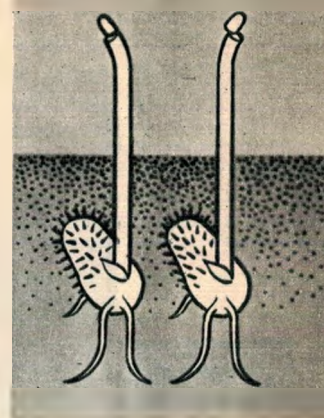
Трудно рассматривать функции клеток или систем, не принимая во внимание деятельность невидимых «гидов» — химических соединений, которые координиру-



24—6. Опыты Бойсена-Йенсена с верхушками проростков, прикрепленными желатиной.



24—7. Опыты Бойсена-Йенсена со слизюдыми пластинками.



24—8. Опыт Паала (объяснение в тексте).

ют эти функции. Что является источником химических соединений, которые регулируют функции организма? Многие химические вещества поступают в жидкости тела из окружающей среды и участвуют в координации процессов, протекающих в организме. Примером таких веществ могут быть кислород, витамины и минеральные соли. Однако и внутренняя среда создает неисчерпаемое разнообразие регулирующих веществ. В число их входят ферменты и гормоны.

Бейлис и Старлинг (см. раздел 22—9) первыми предложили название **гормоны** при описании веществ, выделяемых тканями прямо в кровь и переносимых по кровяному руслу к другим тканям. Гормоны обычно оказывают специфическое действие в частях тела, удаленных от желез, образующих гормоны. Гормоны представляют собой совокупность разнообразных органических веществ. Они образуются в специализированных тканях, называемых железами (яичники, семенники, гипофиз и др.). Гормоны принадлежат к числу органических соединений, которые не могут быть отнесены к какому-либо определенному классу, например, к белкам или стероидам. Невозможно провести резкое разграничение между гормонами и другими типами химических регуляторов. Действие гормонов — это лишь один из видов химической регуляции.

24—5. Регуляция одного соединения обеспечивается действием многих координаторов. Химические регуляторы действуют на те же самые клетки и системы органов, на которые действуют нервы. Как химические регуляторы, так и нервы

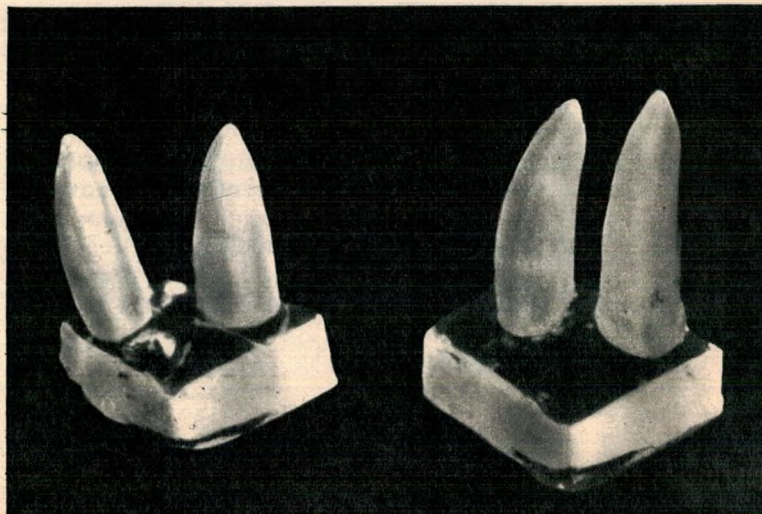
могут действовать на одни и те же органы в одно и то же время. Более того, нервы сами могут действовать на мышцы и железы с помощью химических посредников. В свою очередь гормоны контролируются нервной системой и часто оказывают влияние на неё. Проблемы регуляции и кооперации всех частей организма весьма сложны.

Вы не сможете полностью оценить действие гормонов, если не будете знать, что гормоны в совокупности контролируют каждую фазу деятельности организма.

Рассмотрим в качестве примера регуляцию уровня глюкозы — одного из многих веществ, содержащихся в тканевых жидкостях, являющегося важным источником энергии для клеток.

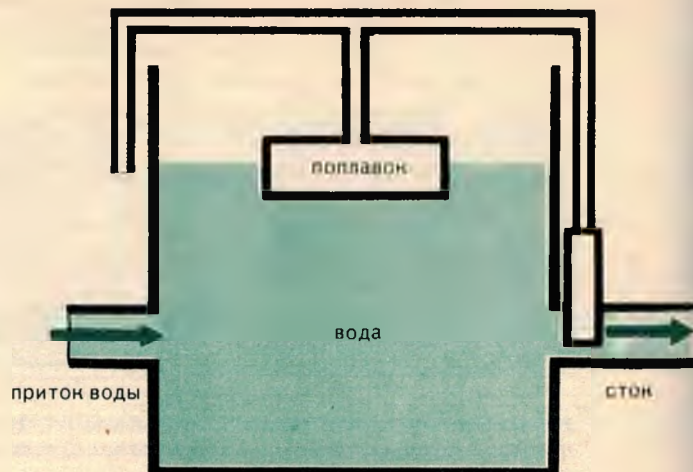
Концентрация глюкозы в крови поддерживается с замечательным постоянством. Каким образом это возможно, если молекулы глюкозы непрерывно выходят из кровяного русла и поступают во все клетки тела и в то же время огром-

24—9. Фотография верхушек проростков, помещенных на агаровые блоки.





24—10. Проточный сосуд, находящийся в состоянии динамического равновесия.



24—11. Приспособление для поддержания динамического равновесия в проточном сосуде.

368

ное количество молекул глюкозы постоянно поступает в кровь из кишечника и печени? Необходим какого-то рода контроль, обеспечивающий регуляцию содержания глюкозы в крови. Сравним наш организм, клетки и органы, из которых он состоит, с проточным сосудом (рис. 24—10). Если количество воды, поступающей в сосуд, в точности равно количеству вытекающей воды, уровень воды остается неизменным. О такой системе говорят, что она находится в **динамическом равновесии**. Цирковой жонглер, который жонглирует несколькими предметами, также поддерживает их в динамическом равновесии. Процессы, происходящие в нашем организме, регулируются таким образом, что одновременно поддерживается множество таких динамических равновесий. Одним из них является равновесие между количеством молекул глюкозы, входящих в кровяное русло и выходящих из него.

Вспомните, что проточный сосуд находится в динамическом равновесии только тогда, когда приток и отток воды равны. Чтобы сохранить систему в состоянии динамического равновесия, необходимо регулировать либо приток, либо отток воды, либо и то и другое.

На рисунке 24—11 изображено простое механическое приспособление, которое можно использовать для регуляции оттока воды. Отток увеличивается, если увеличилось поступление воды в сосуд, и уменьшается, если уменьшилось количе-

ство воды в сосуде. Если это приспособление действует быстро и достаточно эффективно, уровень воды в сосуде может поддерживаться почти постоянным.

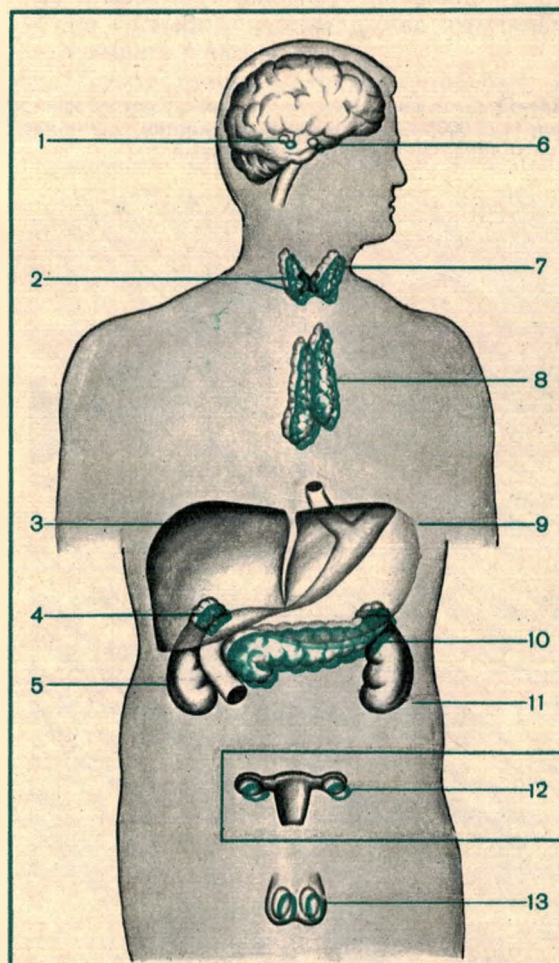
Как приток, так и отток глюкозы в крови должны значительно изменяться в зависимости от активности клеток организма, состава поступающей пищи и многих других факторов. Каковы регулирующие механизмы, которые поддерживают почти постоянной концентрацию глюкозы в крови? Как показывают имеющиеся данные, эти регулирующие механизмы очень сложны. Они действуют как на приток, так и на отток глюкозы и в значительной степени являются результатом деятельности желез (рис. 24—12). Инсулин и глюкагон, образующиеся в поджелудочной железе (рис. 24—13), адреналин, образующийся в надпочечниках, могут служить примером гормонов, регулирующих уровень глюкозы в крови. Инсулин ускоряет отток молекул глюкозы из крови, стимулируя их поступление в клетки тела, где из них образуется гликоген — огромные молекулы углевода. Молекулы гликогена не имеют строго определенных размеров. Они могут содержать от 100 до 10 000 полимеризовавшихся молекул глюкозы. Глюкагон, напротив, обладает способностью увеличивать поступление глюкозы в кровь из кишечника и печени. Адреналин регулирует поступление глюкозы в кровь, стимулируя ее образование. В регуляцию обмена сахара включаются также и другие сложные факторы.

Хотя мы и назвали все эти факторы регуляторами, мы не объяснили еще, как благодаря их действию поддерживается почти постоянная концентрация глюкозы в крови. Очевидно, что механизм регуляции уровня глюкозы несравненно сложнее, чем приспособление для регуляции уровня воды в простой проточной системе, изображенной на рисунке 24—10. Однако, как и в проточной системе, все механизмы, обеспечивающие регуляцию содержания глюкозы в крови, зависят, по-видимому, от самой концентрации глюкозы. Например, чем больше глюкозы находится в кровяном русле, тем больше инсулина выделяется в поджелудочной железе. Каким образом уровень глюкозы в крови может влиять на образование и выделение инсулина и глюкагона, неизвестно.

Более того, мы пока еще не можем сказать, каким образом любой из этих гормонов действует на клетки. Возьмем, например, инсулин. Мы полагаем, что инсулин стимулирует движение глюкозы в клетки и образование там гликогена. Напомним, что все химические реакции глюкозы в организме контролируются ферментами. Ферменты представляют собой белки, контролирующие определенные реакции. Например, один из ферментов контролирует реакцию глюкозы с АТФ, в результате которой образуется глюкозофосфат. Гликоген не может образоваться из глюкозы до тех пор, пока не образуется глюкозофосфат, который затем превращается в другие соединения через ряд стадий, контролируемых ферментами. Итак, ферменты, в частности, контролируют химические превращения глюкозы. Не является ли инсулин просто одним из ферментов? Совсем нет. Сам по себе он не оказывает никакого влияния на химические превращения глюкозы. Биологи когда-то думали, что гормоны, такие, как инсулин, являются, возможно, вторичными контролирующими агентами, влияющими непосредственно на ферменты — первичные контролирующие агенты и не влияющими на сами химические реакции. Однако свидетельства в пользу этого предположения очень немногочисленны. Лишь в нескольких случаях было показано, что гормоны изменяют реакции, контролируемые ферментами, и только в том случае, если гормоны присутствуют в больших количествах.

С гормонами очень трудно экспериментировать. Тонкие и специфические реакции на воздействие гормонов, свойственные в норме животным, наблюдаются только при наличии целостных органов или, по крайней мере, большого числа клеток. Поэтому мы должны изучать действие гормонов на упорядоченных живых системах, а не на простых химических моделях, которые состоят только из ферментов и молекул, контролируемых этими ферментами. Возьмем, например, инсулин. Инсулин может влиять на про-

24—12. Локализация некоторых важных желез в организме человека: 1 — эпифиз; 2 — околощитовидная железа; 3 — печень; 4 — надпочечник; 5 — тонкий кишечник; 6 — гипофиз; 7 — щитовидная железа; 8 — вилочковая железа, или тимус; 9 — желудок; 10 — поджелудочная железа; 11 — почка; 12 — яичники у женщины; 13 — яички.



цессы, обеспечивающие поступление глюкозы в клетки, может изменять пути, по которым глюкоза передвигается в различные части клетки, может также входить в ту или иную сложную последовательность химических реакций.

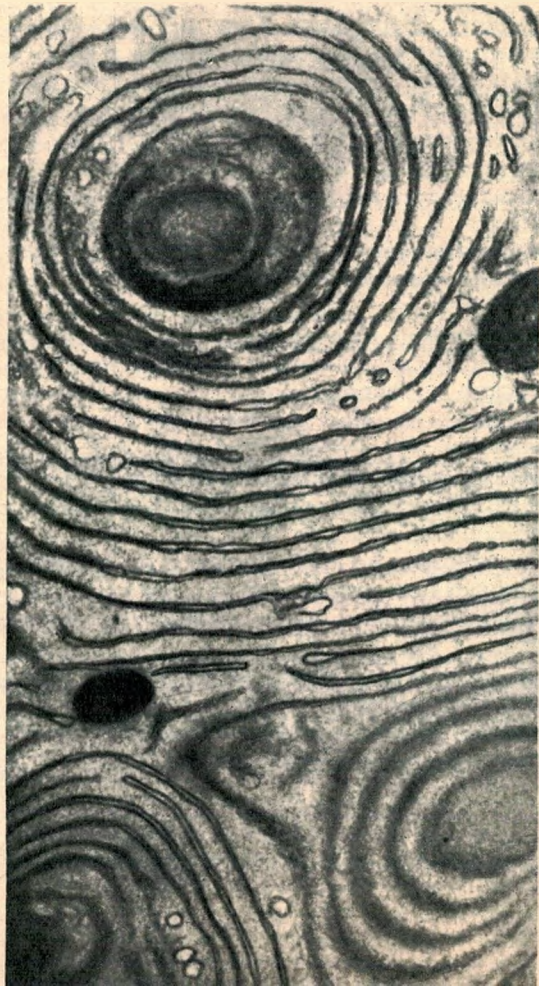
Хотя действие гормонов было обнаружено и у некоторых беспозвоночных, однако более изученным является действие гормонов у позвоночных, особенно у млекопитающих. В качестве примера действия гормонов мы рассмотрим лишь одну из многих желез в организме млекопитающих — щитовидную железу.

24—6. Щитовидная железа и ее основная функция. Щитовидная железа регулирует скорость практически всех основных клеточных процессов в организме. Гормон щитовидной железы разносится кровью. Если щитовидная железа секретирует большие количества гормона, эти процессы ускоряются. Если секретируются малые количества гормона, процессы в организме замедляются. Гормон щито-

видной железы не только контролирует скорость клеточного дыхания, но также влияет на рост и развитие, особенно у молодых животных. Если щитовидная железа секретирует слишком много или слишком мало гормона, это приводит к увеличению размеров железы (рис. 24—14), к образованию так называемого зоба.

Щитовидная железа человека состоит из двух долей, расположенных по обе стороны трахеи, под самой гортанью (рис. 24—15). Доли соединены друг с другом тонкой полосой ткани, называемой перешейком. Обе доли железы пронизаны кровеносными сосудами и нервами. Доли состоят из маленьких сферических пузырьков, называемых фолликулами. Фолликулы состоят из железистых клеток, окружающих полость, заполненную «коллоидом» — желеобразной массой. Этот «коллоид» выделяют секреторные клетки (рис. 24—16). Количество коллоида в фолликулах меняется в зависимости от состояния животных.

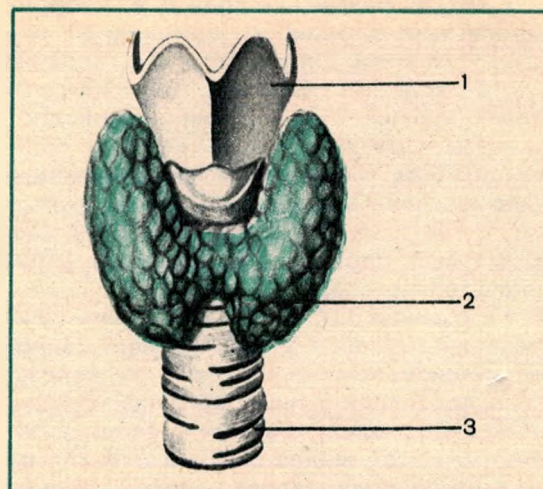
370 24—13. Слева — электронная микрофотография клеток поджелудочной железы голодающей летучей мыши (х 23 000). Справа — те же клетки спустя час после кормления животного (х 22 000). Видна перестройка эндоплазматического ретикулама.





24—14. Фотография девушки с простым зубом.

24—7. История открытия и изучения функций щитовидной железы. Многие исследователи сотни лет бились над выяснением структуры и функций щитовидной железы. Функция щитовидной железы долгое время оставалась спорной. Гален, греческий врач, живший во II веке н. э., предположил, что секрет щитовидной железы содержит смазывающую жидкость, которая помогает говорить. Множество ученых поддерживали эту идею долгое время. Приблизительно 400 лет тому назад Везалий, итальянский анатом, подробно описал эту железу и отметил, что она не имеет системы протоков, через которые эта смазывающая жидкость могла бы поступать в трахею. Даже при таком убедительном доказательстве исследователи того времени упорно придерживались мнения, что щитовидная железа выделяет жидкость, смазывающую трахею. Через 200 лет Альбрехт фон Геллер еще раз установил, что нет протоков, связывающих железу с трахеей. Роль гормона щитовидной железы оставалась неизвестной. Действительно, некоторые исследователи того времени даже полагали, что этот орган не обладает какой-либо существенной функцией. Другие возражали, что обильное снабжение железы кровью показывает, что она действует как плотина, предупреждающая внезапный прилив крови к голове. Название «щитовидная» было предложено для этой железы в 1656 г. английским врачом То-



24—15. Щитовидная железа и ее локализация у человека: 1 — щитовидный хрящ; 2 — щитовидная железа; 3 — трахея.

масом Уортоном, который полагал, что она служит для того, чтобы округлять и украшать шею.

Современные экспериментальные работы начались с наблюдений швейцарского хирурга А. Кохера. В 1833 г. он опубликовал обширную статью, в которой рассматривалось 100 случаев частичного или полного удаления щитовидной железы у человека. Он придерживался первоначально взгляда, что щитовидная железа не имеет существенного значения. И на основании этого он произвел 24 пациентам удаление щитовидной железы. У 16 больных последствия этой операции были весьма неблагоприятными. Удаление железы приводило к вялости, значительной мышечной слабости, появлению отека сначала лица, рук и ног, а затем и всего тела. Кожа этих больных становилась сухой и грубой, а их умственные способности постепенно ослабевали. Вскоре стало ясно, что эта картина напоминает болезнь, давно известную под названием кретинизма. Поэтому попытки полного удаления щитовидной железы у людей были прекращены. В экспериментах на животных удаление щитовидной железы в молодом возрасте также приводило к возникновению симптомов кретинизма. Эти наблюдения заставили предположить, что щитовидная железа содержит, по-видимому, какое-то вещество, необходимое для здоровья и нормального роста и развития.

В 1891 г. английский врач Д. Р. Мюррей· приготовил экстракт из щитовидной железы человека. Он показал, что введение этого экстракта помогает при некоторых типах нарушений функции щитовидной железы. Приблизительно четыремя годами позднее Магнус-Леви ввел высушенную щитовидную железу животного нормальным людям и обнаружил, что скорость всех процессов в организме у них значительно возрастает.

На границе XIX и XX веков врачи уже успешно лечили больных с пониженной секрецией гормона щитовидной железы. Они добавляли в пищу истолченную щитовидную железу овец или вводили им экстракт этой железы. Стало очевидным, что щитовидная железа содержит весьма активное химическое вещество, которое способно влиять на многие другие органы. Кохер еще раньше предсказывал, что это вещество содержит, возможно, йод — элемент, оказывавший благоприятное действие при лечении людей, страдавших кретинизмом.

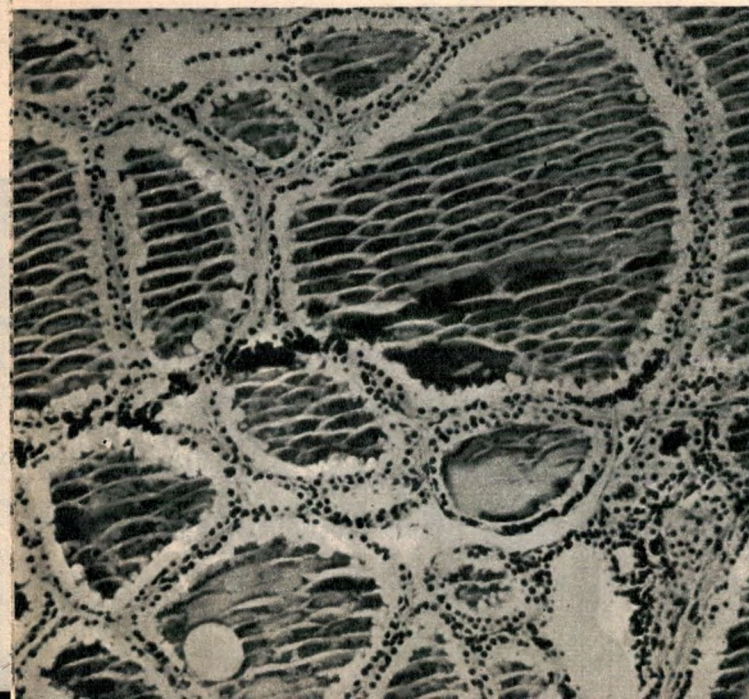
372 В 1896 г. К. Э. Бауман анализировал содержание йода в тканях тела и обнаружил очень высокую концентрацию его в щитовидной железе. Она превышала в сотни раз содержание йода в других тканях. Кроме того, он нашел, что концентрация йода выше у людей, живущих вблизи морского побережья, чем у людей, живущих в глубине материка.

24—16. Микрофотография нормальной щитовидной железы (х 120). Прозрачные участки в центре фолликулов — коллоид, йодсодержащий белок. Клетки, окружающие коллоид, — активно секретирующие клетки щитовидной железы.

Приблизительно в 1900 г. Давид Марин, молодой американский врач, начал эксперимент с целью доказать, что недостаток йода может вызвать образование зоба. Было известно, что зоб встречается редко на морском побережье, а йод содержится как в морском воздухе, так и в морских продуктах. Марин отметил, что зоб встречается как у человека, так и у многих других позвоночных. Он посадил здоровых экспериментальных животных на безйодную диету, и у них вследствие этого развился зоб. На следующей стадии его экспериментов в пищу этих животных были добавлены небольшие концентрации йода. После этого животные выздоравливали, и зоб у них исчезал. В связи с этим Марин предложил добавлять йод к питьевой воде и к поваренной соли. Области, удаленные от побережья, такие, как Средний Запад или Великие озера, бедны природным йодом. Прошло 10 лет, прежде чем предложение Марина было принято. Использование йода привело к уменьшению распространения зоба у школьников Детройта с 36% в 1924 г. до 2% в 1931 г.

В начале 1920-х годов врачи могли диагностировать основные нарушения функций щитовидной железы и предписывать ряд мер для излечения большинства из них. Был извлечен химически чистый гормон из щитовидной железы, названный тироксином. Такой значительный прогресс в исследовательской работе был связан с усовершенствованием биохимических методов и использованием радиоактивного йода. Сейчас известны другие, более активные гормоны щитовидной железы, например трийодтиронин (рис. 24—17).

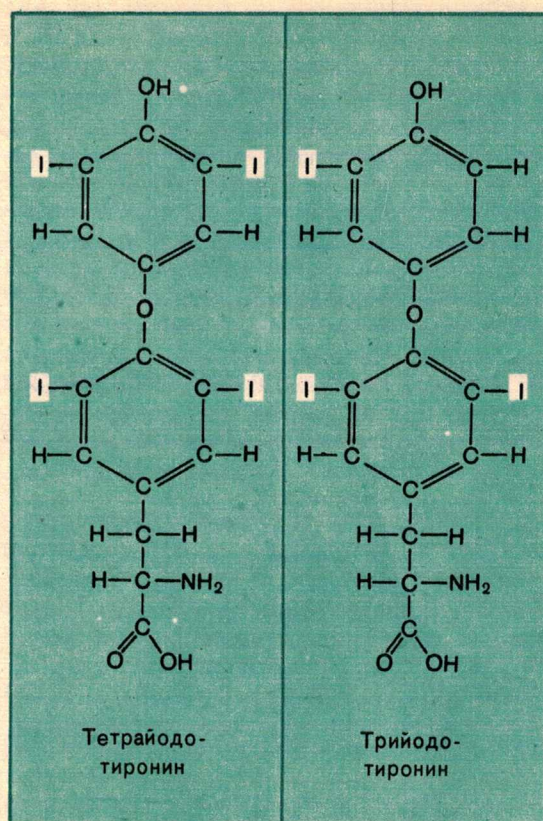
24—8. Регуляция деятельности щитовидной железы. Как функционирует щитовидная железа? Оказывается, это интересная и сложная проблема. Мы знаем из многих опытов, что щитовидная железа регулирует основные процессы в организме. Если удалить гипофиз у экспериментального животного, у него появляются признаки гипотиреоза, т. е. недостаточности гормона щитовидной железы. Это показывает, что нормальная функция щитовидной железы зависит от гипофиза. Гипофиз прикреплен стебельком к отделу мозга, называемому гипоталамусом. В настоящее время у нас имеются доказательства, что гипофиз и гипоталамус связаны как структурно, так и функцио-



нально. Небольшого размера, но жизненно важный орган — гипофиз состоит из передней и задней долей с соединительной тканью между ними. Нервные волокна отходят от нервных клеток гипоталамуса к задней доле гипофиза. Полагают, что нервные клетки гипофиза секретируют нейрого르몬ы, как называли гормоны, образующиеся в нервных клетках. Гипоталамус и гипофиз соединяет также хорошо развитая сеть кровеносных сосудов. Передняя доля гипофиза выделяет в кровяное русло гормон, стимулирующий щитовидную железу. Этот гормон, называемый тиреотропным, переносится к щитовидной железе, где он стимулирует выделение по крайней мере двух типов гормонов — тироксина и трийодотиронина. Оба гормона содержат йод. В опытах со щитовидной железой использовался радиоактивный йод. Введение радиоактивного йода вызывает образование радиоактивных гормонов щитовидной железы. С помощью счетчика Гейгера можно проследить за движением радиоактивных гормонов в организме. Используя этот метод, биологи обнаружили, что тиреотропный гормон (его по начальным буквам латинского названия называют ТСГ) образуется со скоростью, зависящей частично от уровня гормона щитовидной железы в крови. Это напоминает регуляцию уровня воды в проточном сосуде (см. рис. 24—11). Увеличение гормона щитовидной железы в крови замедляет образование тиреотропного гормона гипофизом.

Экспериментальное введение тиреотропного гормона вызывает появление больших количеств гормона щитовидной железы не только в крови, но и в гипофизе и гипоталамусе. Каким-то непонятным для нас образом введение тиреотропного гормона может приводить к уменьшению скорости его освобождения из гипофиза. Естественно, когда уменьшается выделение тиреотропного гормона, падает и скорость образования гормона щитовидной железы. Иными словами, гипофиз регулирует образование гормона щитовидной железы в соответствии с уровнем этого гормона, уже имеющимся в крови. Такой способ саморегуляции типичен для многих желез. Он называется **обратной связью**.

Разрушение определенных областей гипоталамуса у крыс нарушает связь меж-



24—17. Молекулы тетрайодотиронина (тироксина) и трийодотиронина. Отметьте разницу между ними.

ду передней долей гипофиза и щитовидной железой. Мы знаем это из недавно проведенных исследований М. А. Грифа, С. А. Д'Анджело и других исследователей. Д'Анджело обнаружил, что после разрушения некоторых областей гипоталамуса с помощью электрического тока количество тиреотропного гормона в крови крыс уменьшается. Кроме того, при этом становится меньше передняя доля гипофиза и уменьшается секреция гормона щитовидной железы. Эти результаты показывают, что имеется определенная связь между гипофизом и гипоталамусом в регуляции деятельности щитовидной железы. Однако детали этой взаимосвязи нам еще непонятны.

На взаимоотношения между гипоталамусом и секрецией гормона влияют также изменения внешней среды. Известно, например, что у крыс, подвергающихся сильному охлаждению, обнаруживаются изменения щитовидной железы. Секреторные клетки увеличиваются в размерах,

и секреция возрастает. Внешняя среда влияет также и на деятельность щитовидной железы у человека. У людей обнаруживается множество индивидуальных и географических вариаций в строении щитовидной железы. К числу причин такой вариативности относятся диета, особенно наличие в ней йода, климат, общее состояние здоровья и физиологическое состояние. Эти факторы действуют частично через гипоталамус и гипофиз, влияя, таким образом, на секрецию щитовидной железы. Зная взаимоотношения между гипоталамусом, гипофизом, щитовидной железой и содержанием йода в щитовидной железе, мы можем выяснить причины многих аномалий в функции щитовидной железы.

В тех областях, где поступление йода является достаточным, наиболее часто причиной гипотиреоза является частичное или полное отсутствие щитовидной железы. Этот дефект возникает на эмбриональной, или зародышевой, стадии развития. Результатом всех видов гипотиреоза является физическое и умственное недоразвитие. Гипотиреоз оказывает наихудшее действие, если он проявляется в младенчестве или в детстве, — в этом случае не происходит нормального изменения пропорций тела и лица, ненормально развиваются кости.

24—9. Расстройства щитовидной железы ведут к нарушению гомеостаза. Вероятно, наиболее серьезным расстройством щитовидной железы является гипертиреоз — повышенная активность и повышенная секреция щитовидной железы.

24—18. Случай гипертиреоза.



Для гипертиреоза характерно увеличение щитовидной железы и пучеглазие (рис. 24—18). При избыточной секреции тироксина ткани используют больше кислорода, в организме происходит избыточное образование тепла, давление крови повышается, скорость кровообращения и дыхания увеличивается. Эти симптомы были впервые описаны ирландским врачом Робертом Грейвсом в 1835 г. Причина гипертиреоза не вполне ясна. Если экспериментальным животным давать большие количества тироксина, у них можно вызвать все симптомы гипертиреоза, кроме пучеглазия.

Было найдено, что гипофиз также играет определенную роль в возникновении гипертиреоза. Если экстракт гипофиза, содержащий тиреотропный гормон, вводить экспериментальным животным, у них появляются симптомы гипертиреоза с характерным «вытарачиванием» глаз. Если тиреотропный гормон давать животным с удаленной щитовидной железой, это может вызвать пучеглазие. Гипертиреоз связан, возможно, с нарушениями в гипоталамусе. Однако имеется ряд других способов, с помощью которых можно вызвать симптомы гипертиреоза, но в этом отношении еще многое остается неясным. К счастью, имеется множество способов лечения этой болезни. К числу их относятся использование лекарств, подавляющих деятельность щитовидной железы, хирургическое удаление железы и введение высоких концентраций радиоактивного йода, который разрушает щитовидную железу.

Каковы современные проблемы исследования функции щитовидной железы? Главная проблема заключается в следующем: каким образом влияет щитовидная железа на процессы, происходящие в организме? Мы не знаем, действует ли гормон щитовидной железы непосредственно на ткани, в которых наблюдаются изменения под влиянием этого гормона. Отсутствие такой информации затрудняет выяснение точного механизма действия тироксина. Полагают, что гормоны щитовидной железы должны видоизменяться, а затем уже они могут действовать на ткани. Даже при ограниченном понимании связи между гипофизом, гипоталамусом и щитовидной железой легко представить, как могут возникать нарушения в такой системе.

● Мы видели, что гормоны могут действовать сообща, регулируя функции организма. Однако, как гормоны работают и каким образом они влияют на клетки, еще не ясно. Наши знания о железах и их основных функциях накапливались медленно, в течение многих лет. Современные проблемы исследования гормонов связаны с пониманием того, как влияют гормоны на процессы, происходящие в организме. До сих пор еще многое не ясно в отношении действия гормонов.

◆ Проверьте себя

1. В каком смысле применяется термин «динамическое равновесие» при рассмотрении регуляции?
2. Являются ли гормоны единственными химическими регуляторами в организме? Поясните.
3. Какой эксперимент показывает, что щитовидная железа выполняет в организме важную функцию?
4. Что происходит с йодом в щитовидной железе?
5. Какова роль гормонов в поддержании гомеостаза?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

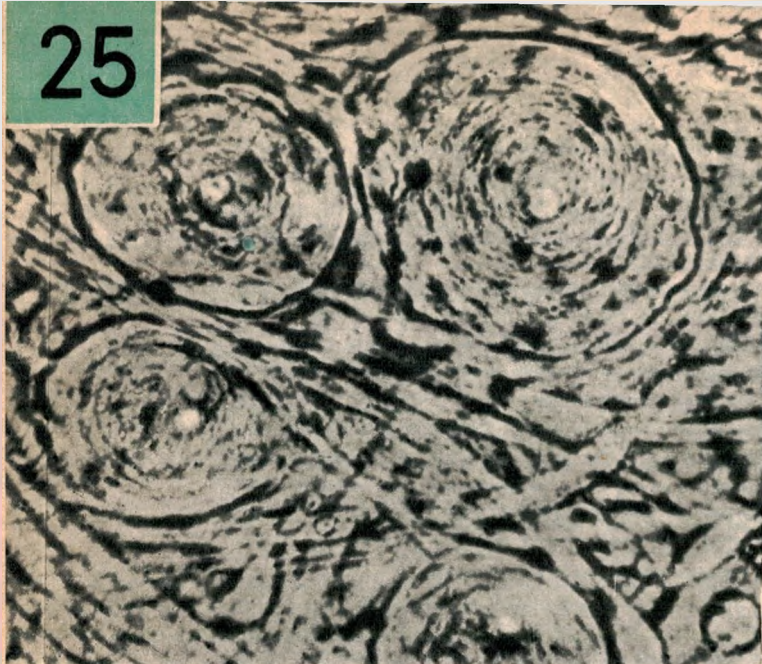
Дарвин наблюдал, что растения реагируют на свет, изгибаясь по направлению к нему. Он провел множество экспериментов, используя колеоптили канареечной травы и проростки овса, часть из которых он держал в темноте, а часть — выставлял на свет. Он пришел к выводу, что верхушка колеоптиля контролирует изгибание всего проростка. Другими экспериментаторами было найдено, что изгибание колеоптиля контролируется расти-

тельным гормоном — ауксином, находящимся в верхушке колеоптиля. В настоящее время идентифицированы, синтезированы и используются в практике также и другие ауксины.

Гормонами животных называются вещества, выделяемые железами прямо в кровь. Несмотря на то что в этой области имеется еще много нерешенных вопросов, мы уже знаем, что по своей природе гормоны являются органическими веществами, что они влияют на процессы, идущие в тканях и органах, удаленных от железы, образующей гормон, и что их деятельность заключается в координации физиологических функций.

Действие гормонов чрезвычайно сложно. Один из примеров взаимодействия нескольких гормонов — регуляция концентрации глюкозы в крови. Другой пример — деятельность щитовидной железы. Гормоны щитовидной железы влияют на скорость основных клеточных процессов. Эти гормоны сами контролируются гормонами гипофиза, которые в свою очередь находятся под контролем гипоталамуса. Регулирующее действие гипоталамуса в этом цикле определяется уровнем гормона щитовидной железы в крови.

Ткани всего тела подчиняются как нервной, так и химической регуляции, и действие гормонов — это лишь небольшая часть химической регуляции. Конечным результатом действия гормонов является стабилизация всей системы клеток, из которых построен высший организм.



Эти тела нервных клеток и отходящие от них волокна из куриного эмбриона увеличены (около $\times 1200$). Нервная клетка — основная единица нервной системы позвоночных.

376

*

Нервная система

Почти у всех организмов, находящихся на различных ступенях эволюционной лестницы, развились определенным образом дифференцированные клетки и ткани, которые определяют взаимоотношения организма с внешней средой и ответные реакции на ее изменения.

Эти клетки и ткани организованы в высокоразвитую нервную систему, регулирующую и объединяющую деятельность различных частей тела животного.

Нервная клетка, ее структура и функции

25—1. Нервные образования различных организмов. Организмы обладают способностью отвечать на физические и химические изменения, происходящие во внутренней и внешней среде. Изменения среды, которые вызывают такие ответные реакции, называются **стимулами**, или **раздражителями**. Специализированные нервные клетки, которые способны воспринимать стимулы и «переводить» их на язык нервных импульсов, развились в процессе эволюции у большинства животных. Эти же ткани могут осуществлять непосредственную ответную реакцию животного на стимулы среды.

У растений и одноклеточных животных нет специальных нервных клеток, но эти организмы обнаруживают ответные реакции, которые могут распространяться в стороны от точки приложения стимула. Однако эти ответные реакции протекают сравнительно медленно. Тем не менее чувствительность этих клеток к действию стимулов указывает, что способность отвечать на раздражение — характерная черта большинства тканей. Наиболее эффективные ответные реакции на стимулы осуществляются нервной системой.

Мы уже отмечали, что некоторые из простейших могут отвечать на раздражение. Некоторые ресничные инфузории имеют даже определенную систему нейрофибрилл (рис. 25—1). Все основные группы многоклеточных животных, кроме губок, имеют специализированные нервные клетки. Но каждая клетка губки способна отвечать на стимулы окружающей среды. Действие стимула, воспринятого одной клеткой губки, может передаваться соседним клеткам.

Гидра и другие кишечнополостные имеют систему нервных клеток, которые связаны нервными отростками. Такая система называется **нервной сетью**. Действие стимула, приложенного к любой точке тела гидры, может распространяться по нервной сети по всему организму. Однако, чтобы распространиться достаточно далеко, стимул должен быть сильным и длительным. Проведение по нервной сети происходит медленнее по сравнению с проведением по нервной системе высших организмов. Интересно

отметить, что как нервная сеть, так и более организованные системы имеются у более высокоорганизованных животных: у планарий, в кровеносных сосудах позвоночных и в стенках кишечника человека.

У планарий, например, помимо нервной сети, имеется другой примитивный тип нервной системы. В области головы у планарий есть два передних скопления нервных клеток, называемых ганглиями. Вдоль каждой стороны тела тянется отдельная нервная система. Эти цепочки соединяются поперечными тяжами (рис. 25—1).

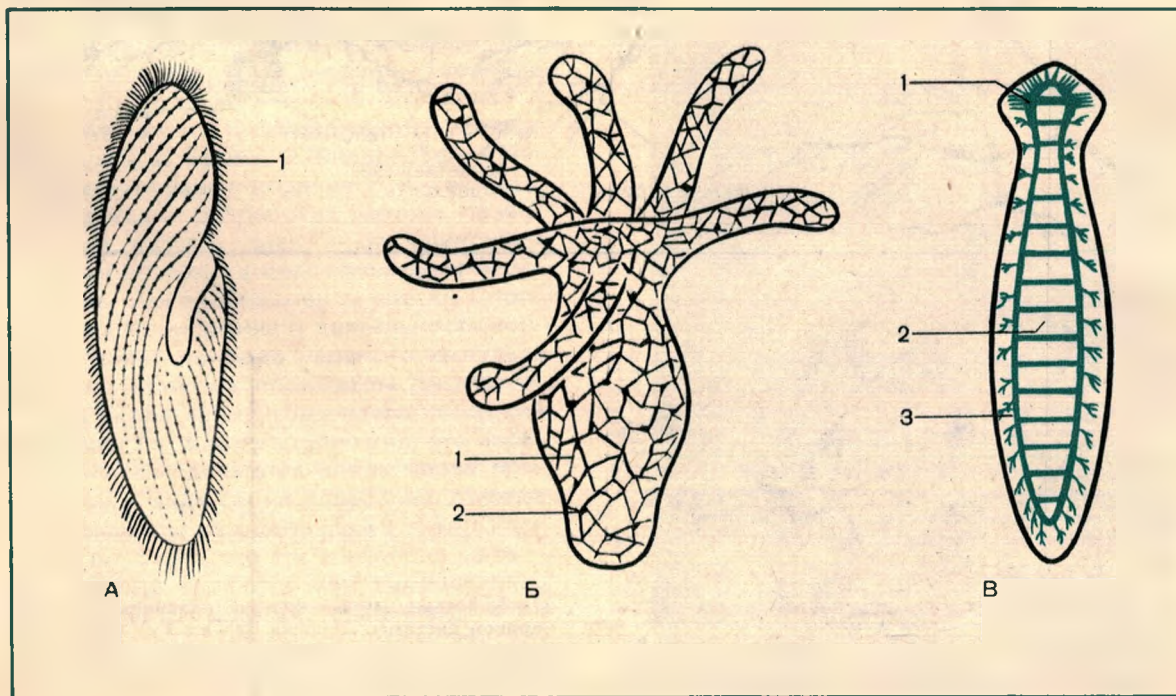
Существует множество модификаций такого типа нервных систем в животном мире, но в целом эволюцию нервной системы можно рассматривать как усовершенствование характеристик системы, имеющейся у низкоорганизованных планарий.

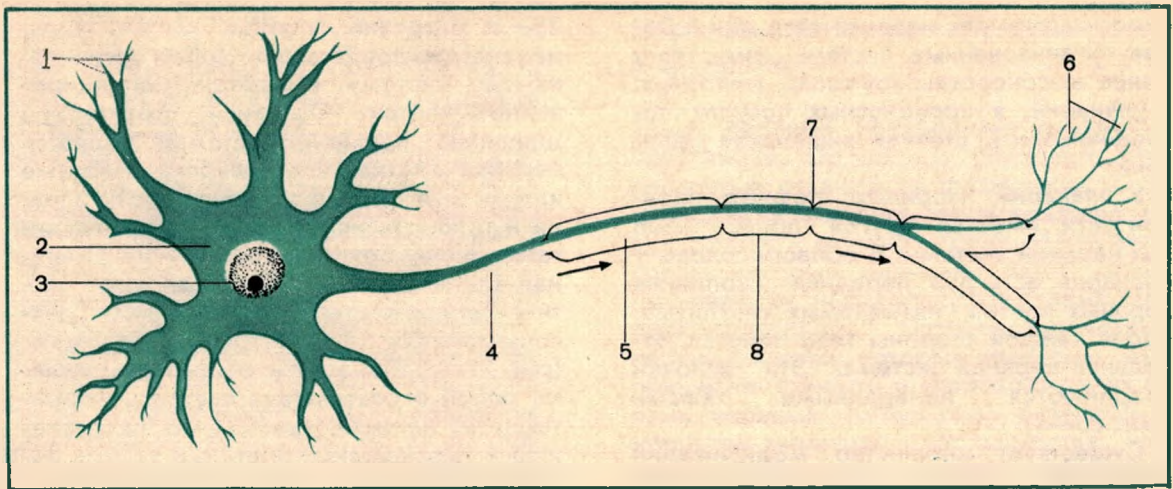
Наиболее важным в развитии нервной системы позвоночных явилось возникновение и развитие головного мозга. В последующих разделах мы рассмотрим некоторые функции высокоразвитой нервной системы млекопитающих.

25—2. Строение нервных клеток. Нервная система представляет собой организованную систему высокодифференцированных клеток. Основной структурной единицей нервной системы является нервная клетка, или нейрон. Нервные клетки значительно различаются по длине и толщине, некоторые могут достигать в длину более метра. Типичная нервная клетка делится на три основные части — дендриты, тело клетки и аксон. Аксон называют также нервным волокном (рис. 25—2). Дендрит и аксон представляют собой отростки тела клетки. Дендриты несут нервные сигналы по направлению к телу нервных клеток, а аксоны переносят сигналы от тела нервных клеток. Ядро нейрона расположено в теле клетки. Форма нейронов не одинакова у разных животных и даже в различных отделах нервной системы одного и того же животного (рис. 25—3).

Аксоны многих нервных клеток окружает не только их клеточная мембрана, но и еще две другие оболочки. Внутренняя представляет собой слой миелина — неклеточного жироподобного материала. Снаружи миелин покрыт тонкой оболоч-

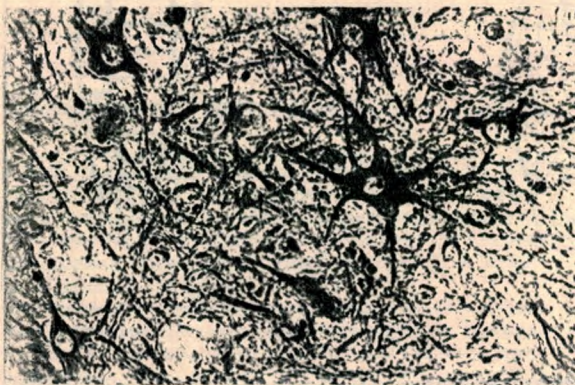
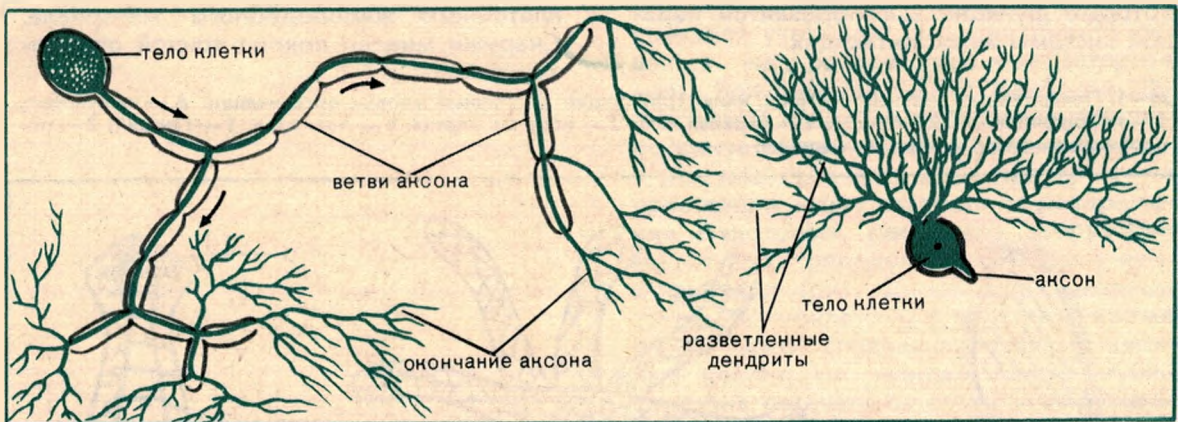
25—1. Примитивные нервные системы, иллюстрирующие различные уровни организации: А — инфузория; 1 — нейробириллы. Б — гидра: 1 — нервная сеть; 2 — нервная клетка. В — планария: 1 — ганглий; 2 — поперечная связка; 3 — нервная цепочка.





25—2. Типичная нервная клетка. Отметьте, что аксон несет импульс от тела клетки: 1 — дендриты; 2 — тело клетки; 3 — ядро; 4 — аксон; 5 — миелиновое волокно; 6 — ветви аксона; 7 — перехват; 8 — неврилемма.

378



25—3. Разные типы клеток различных частей нервной системы. Стрелки (вверху) указывают направление прохождения нервного импульса. Внизу — фотография мультиполярных нейронов из спинного мозга.

кой, состоящей из клеток, так называемой неврилеммой. Эта оболочка местами обрывается, образуя перехваты Ранвье. Эти перехваты играют важную роль в определении скорости проведения. Миелин играет роль изолятора, наподобие изолирующего слоя вокруг проводов в телефонном кабеле. Волокна, обладающие миелиновой оболочкой, проводят импульсы с довольно высокой скоростью, до 120 м в секунду. Скорость проведения импульсов по волокнам, у которых нет миелиновой оболочки, гораздо меньше. Часто она составляет менее $\frac{1}{10}$ скорости проведения по миелиновым волокнам.

Образования, которые мы называем нервами, состоят из пучков нейронов. Нейроны в нервах расположены так, что окончания аксона одного нейрона соприкасаются с дендритами другого нейрона (рис. 25 — 4). Место соединения между отростками двух нейронов называется **синапсом**. Два нейрона не являются непрерывными, они отделены друг от друга. Действительно, в области синапса имеется промежуток между двумя клетками. Этот промежуток, однако, столь мал, что его можно увидеть лишь под электронным микроскопом. Нейроны находятся в тесном контакте, поэтому импульсы могут переходить с одного нейрона на другой.

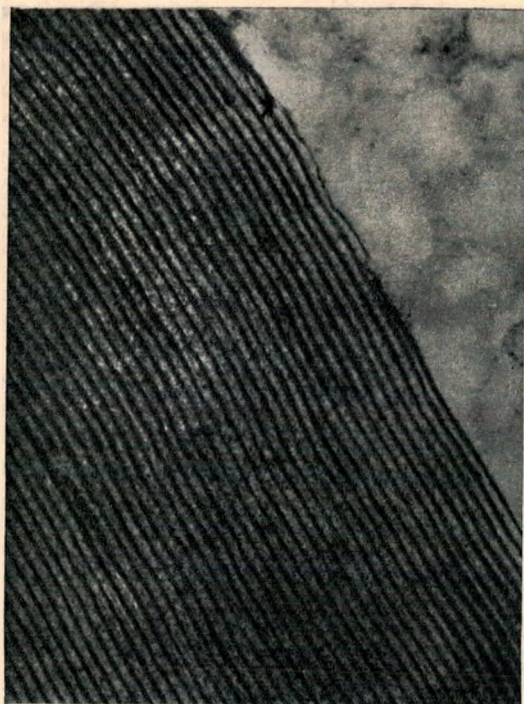
25 — 3. Нервный импульс. В числе первых исследователей, изучавших нервный импульс на одиночном нервном волокне около 40 лет назад, были Е. Д. Адриан и В. С. Мэтьюс из Кембриджского университета и Д. С. Бронк из Филадельфии. Несколькими годами позднее Р. В. Герард с сотрудниками разработал методы, позволяющие изучать ответы от одиночных нервных волокон в целостном живом организме. Эти эксперименты внесли много нового в наши знания о деятельности нервов. Однако природа нервного импульса все еще остается предметом дискуссий.

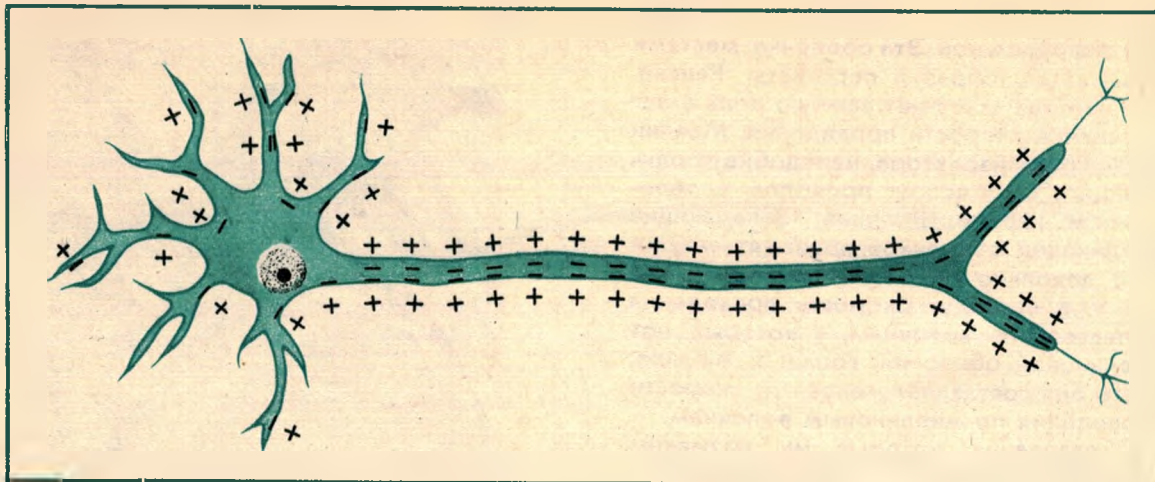
Еще около 90 лет тому назад немецкий физиолог Герман предположил, что нервный импульс движется вдоль нерва прерывисто, в виде серии колебаний. Многие эксперименты на одиночном нервном волокне показали, что эти колебания по своей природе являются как химическими, так и электрическими. Например, если стимулировать окончание нервного волокна, то этот стимул вызывает химические и электрические изменения, которые



379

25—4. Вверху — срез нерва (х 320). Обратите внимание на множество волокон, из которых состоит нерв. Внизу — электронная микрофотография миелинового волокна (х 20 000).





25—5. Поляризация покоящегося нервного волокна. Снаружи нерв заряжен положительно.

380

передаются вдоль волокна. Эти изменения называются **нервным импульсом**. Химические реакции, связанные с прохождением нервного импульса через каждый данный сегмент волокна, приводят к расходу кислорода и требуют энергии; кроме того, выделяется углекислый газ и происходит повышение температуры.

Эти локализованные химические изменения сопровождаются электрическими изменениями. Электрическая активность, сопровождающая прохождение нервного импульса, широко изучается. Эксперименты показали, что наружная поверхность покоящегося нерва заряжена положительно, а внутренняя — отрицательно (рис. 25 — 5). Разница в электрическом заряде связана с разделением ионов мембраной нервного волокна (см. раздел 6—12).

Разделение электрических зарядов на мембране — положительный заряд снаружи и отрицательный внутри — называется **поляризацией**. О мембране можно сказать, что она поляризована.

Электрические изменения при раздражении дендритов нейрона указывают на возникновение импульса (рис. 25 — 6, А). Внутренняя поверхность нейрона в точке нанесения раздражения становится положительной, а наружная — отрицательной. Далее уже сам импульс вызывает возникновение таких изменений в соседнем участке. Каждый участок, расположенный вдоль волокна, стимулируется импульсом, приходящим из предыдущего участка (рис. 25—6, Б). Импульс движется

вдоль всего нервного волокна в виде волны локализованных химических и электрических изменений.

После того как импульс проходит через определенный участок нервного волокна, в этом участке восстанавливается исходное состояние поляризации. Участок готов к проведению нового нервного импульса (рис. 25 — 6, Б). Если второе раздражение нанести непосредственно вслед за первым, нервное волокно не отвечает на него. Реакция на второе раздражение не возникает потому, что участок нерва, в котором было нанесено раздражение, еще не восстановился. Однако у некоторых нервных волокон время восстановления очень мало. Например, в некоторых волокнах восстановление происходит за 1/1000 секунды.

Нервное волокно не отвечает на раздражение до тех пор, пока приложенный к нему стимул не достигнет некоей минимальной силы. Такое раздражение называется **пороговым**. Пороговое раздражение вызывает прохождение одного или нескольких импульсов вдоль волокна. Если сила раздражения выше пороговой, импульс не будет распространяться быстрее и не станет сильнее. Это так называемый закон «все или ничего». Причиной такого одинакового ответа на раздражение разной силы служит то, что энергию для проведения импульса предоставляет сам нерв, а не раздражитель. При нормальных условиях все импульсы проводятся по нерву с одинаковой скоростью и одинаковой силой.

Если все импульсы проходят по нерву с одинаковой скоростью и силой, то каким же образом нервное волокно может обеспечить разную силу ответной реакции? Сила ответной реакции может быть увеличена несколькими путями. Например, когда наносится одиночное пороговое раздражение, оно вызывает возникновение нескольких распространяющихся по нервному волокну импульсов, которые могут пройти через синапс. Получится слабый и локализованный ответ на раздражение. Несколько пороговых раздражений, нанесенных быстро одно за другим, вызывают прохождение многих импульсов по волокну. Таким образом, за короткое время большое число импульсов достигнет конца волокна и пройдет через синапс. Обычно после того как один импульс пройдет через синапс, последующие импульсы легче проходят через него.

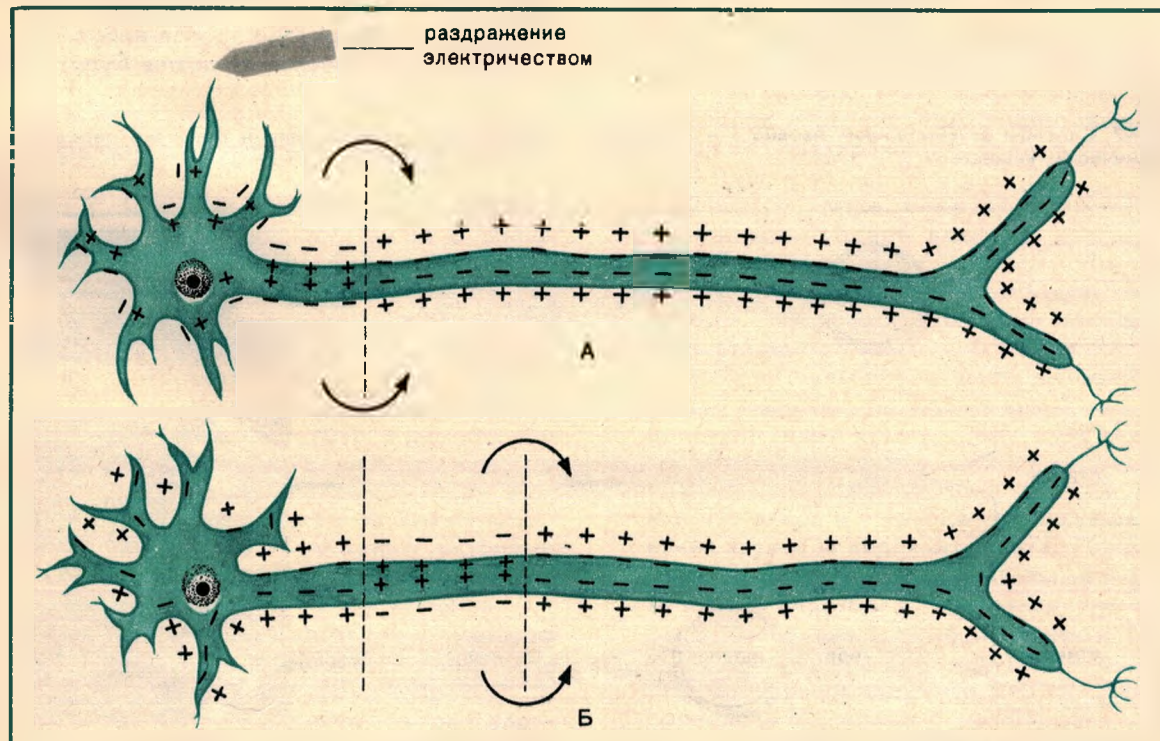
Число импульсов, прошедших через синапс, определяет силу ответной реакции. Даже если сила импульса и скорость его прохождения остаются неизменными, число импульсов меняется. Факторами,

влияющими на число импульсов, проходящих по нерву, являются частота, сила и длительность раздражения. Сила ответной реакции зависит также от числа нейронов, их расположения и связи между ними.

25 — 4. Передача в синапсе. Механизм передачи импульса через синапс до сих пор не ясен. Мы четко знаем, что импульс может проходить через синапс только в одном направлении — от аксона к дендриту. Нервный импульс, движущийся по волокну, не может передаваться непосредственно с нейрона на нейрон. Что-то должно переходить в области синапса через промежуток между нейронами. Оказалось, что во многих случаях это «что-то» представляет собой химическое вещество, способное раздражать следующий нейрон либо иннервируемую мышечную или железистую клетку. Это послужило одной из основных причин того, что биологи считают нервную и химическую, или гормональную, регуляции в основном сходными, сколь бы различными ни казались они на первый взгляд (рис. 25 — 7). Накапливается все больше и больше доказательств, что передача им-

381

25—6. Электрические изменения, вызванные прохождением нервного импульса по нейрону.



пульсов по нервной системе в значительной степени зависит от специфических химических веществ. Например, в окончаниях блуждающего нерва освобождается довольно простое вещество — ацетилхолин (см. раздел 20—11). Его называют медиатором или нейрогормоном. **Нейрогормон** — выделяемое нервными окончаниями вещество, функцией которого является передача импульса с нервов на нервные, мышечные или железистые клетки. Ацетилхолин выделяют не только окончания блуждающего нерва, но и многие другие нервные окончания. Полагают, что он играет важную роль в передаче импульсов с нервных окончаний различных типов. Другой важный нейрогормон близок к адреналину.

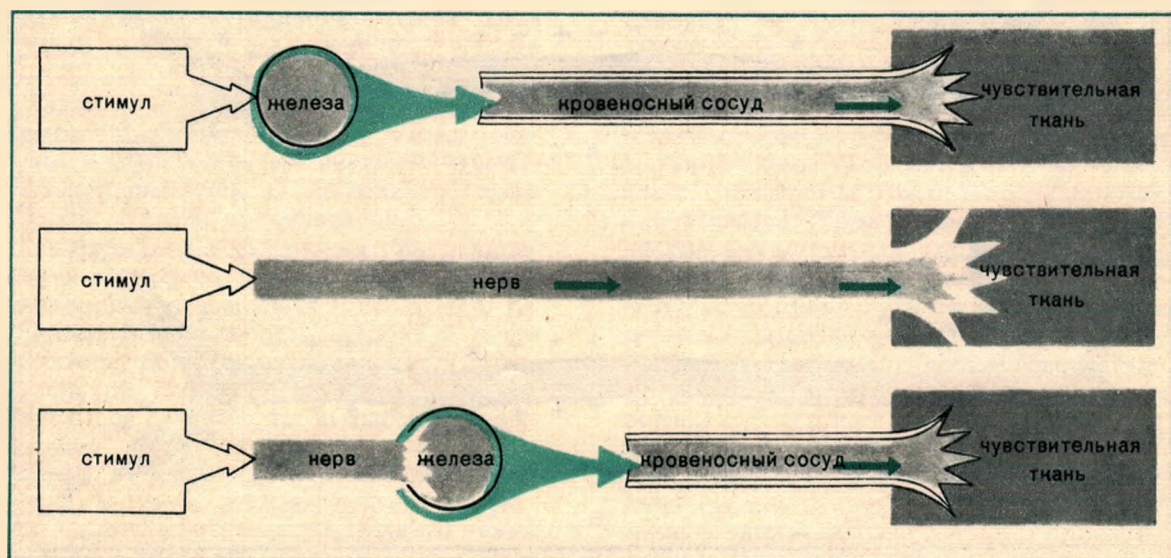
Импульсы, проходящие по нервному волокну, достигают нервных окончаний и там вызывают выделение нейрогормона. Нейрогормон диффундирует через малые промежутки между нервной клеткой и мембраной мышечной, железистой либо другой клетки, контролируемой данным нервом. Каким образом медиаторы действуют на клетки? Эта проблема до сих пор не решена. Влияют ли эти вещества на проницаемость мембраны или вызывают перераспределение ионов вблизи мембраны, а может быть, изменяют активные процессы, ответственные за распределение ионов, и другие функции

клетки? Пока мы не можем ответить на эти вопросы.

Нейрогормоны являются предметом множества исследований. Биологи испытывают различные химические вещества, такие, как наркотики и успокаивающие средства, чтобы выяснить, каким образом они влияют на ферментные системы и другие химические вещества мозга. Имеются четкие доказательства того, что некоторые формы слабоумия и других болезней могут быть вызваны нарушениями химических процессов в мозгу. Например, была высказана гипотеза, что если клетки мозга не образуют в достаточных количествах вещество — медиатор, они функционируют ненормально. Известен один тип врожденного слабоумия, который непосредственно связан с торможением использования аминокислот клетками мозга и всего тела.

Химический подход к изучению функции нервов очень важен для фундаментального понимания деятельности нервной системы. Этот подход революционизирует изучение психических болезней. Ученые-медики ищут основные биохимические нарушения, чтобы объяснить некоторые серьезные болезни, которые когда-то казались находящимися совершенно за пределами понимания физиологии и биохимии. Вероятно, когда-нибудь некоторые психические болезни будут ле-

25—7. Способы осуществления нервного и гормонального контроля весьма сходны и включают передачу химических веществ.



чить специфическими химическими веществами, так же как болезнь костей — рахит лечат сегодня витамином D.

● **Ответная реакция на раздражение** является общей характеристикой тканей. Большинство животных имеет специализированные нервные клетки и ткани. Чем выше организована нервная система, тем более эффективным является проведение импульсов и ответная реакция на них. Основной структурной единицей нервной системы является нервная клетка, или нейрон.

Нервный импульс проходит по нейрону в виде серии химических и электрических изменений. Импульс не возникает в нейроне до тех пор, пока раздражение не достигнет пороговой силы. Все импульсы проходят по нейронам с одинаковой скоростью и имеют одинаковую силу. Число импульсов, прошедших через синапс, определяет силу ответной реакции. Импульсы проходят через синапсы между нейронами благодаря нейромедаторам.

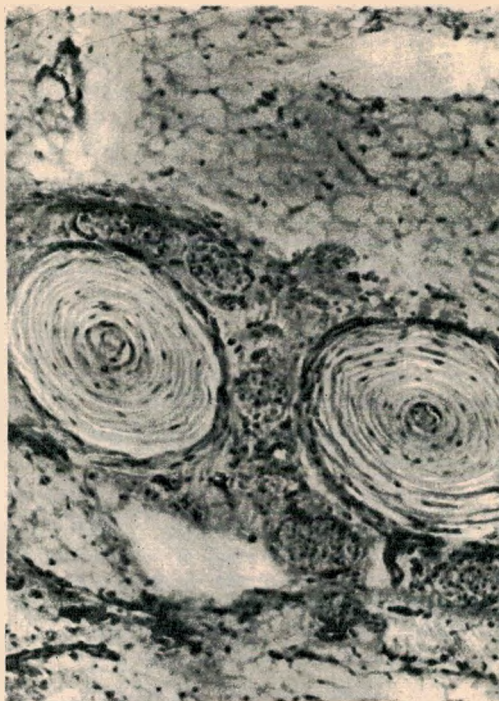
◆ Проверьте себя

1. Что такое стимулы? 2. Опишите нервную сеть. 3. Опишите типичную нервную клетку. 4. В каком направлении проходит обычно импульс по нейрону? 5. Что такое поляризация? 6. Что такое пороговое раздражение? 7. Опишите синапс.

Нервный контроль и гомеостаз

25 — 5. Стимулы, рецепторы и чувствительные нейроны. Информацию о внешнем мире мы получаем благодаря рецепторам — клеткам, которые специализировались на восприятии раздражений. На рисунке 25 — 8 показаны рецепторы осязания. В органах чувств сгруппированы вместе одинаковые рецепторные клетки. Каждый рецептор или группа рецепторов специализированы для восприятия специфического типа раздражений. Наши уши воспринимают, например, звуковые колебания, глаза — световые волны, вкусовые сосочки и органы обоняния получают раздражения от химических веществ.

Любой тип рецепторов воспринимает лишь небольшую долю возможных раздражений. Рецепторы глаз раздражаются световыми волнами, длина которых варьирует от коротких фиолетовых волн до



25—8. Осязательные рецепторы пальцев (х 80).

383

длинных красных волн. Эти волны представляют собой лишь малую часть всех электромагнитных волн, существующих в окружающем мире (рис. 9 — 1 на стр. 121). Например, ультрафиолетовые волны, более короткие, чем фиолетовые, не вызывают раздражения зрительных рецепторов, и мы их не видим.

Имеются также инфракрасные волны и радиоволны более длинные, чем красные. Они тоже для нас невидимы. Мы знаем об их существовании благодаря специальным приборам, способным воспринимать эти волны.

Можете ли вы представить, какое количество сигналов, не воспринимаемых нашими органами чувств, существует вокруг нас? Вообразите, что вы вошли в помещение и закрыли дверь. Предположим также, что дверь и стены не пропускают никаких звуков и видимого света. Пока вы остаетесь в этом помещении, вы не можете ничего видеть и слышать, однако сигналы из внешнего мира поступают. Если вы возьмете туда чувствительный радиоприемник, вы обнаружите, что атмосфера пронизана сигналами с различными длинами волн. Сотни радиовещательных

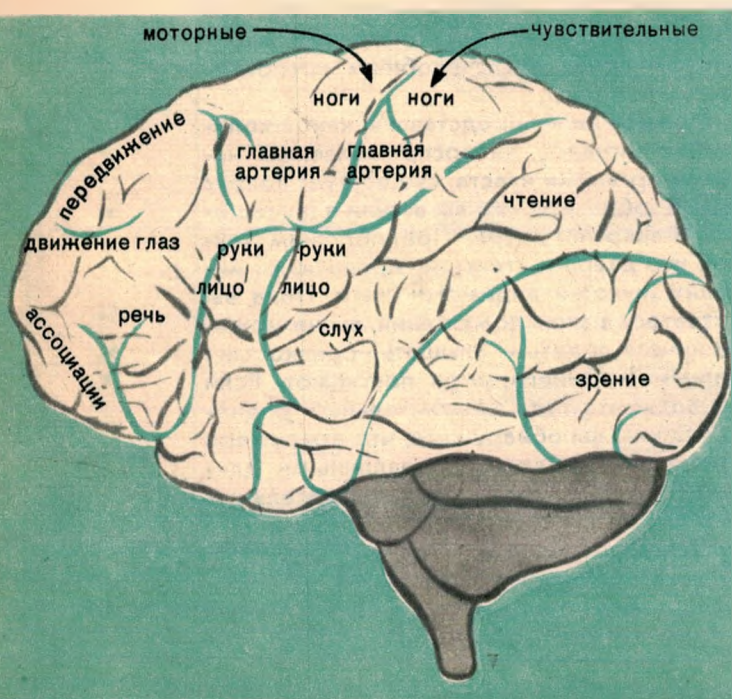
станций во всем мире посылают сигналы в это помещение. Эти сигналы не воспринимаются органами чувств, но воспринимаются радиоприемником.

Телевизор воспримет сигналы другого рода. Другие приборы показали бы, что нас постоянно бомбардируют космические лучи. Следовательно, наши глаза и уши сообщают нам лишь об очень небольшой части событий, происходящих вокруг нас. Они дают нам лишь поверхностные впечатления о физическом мире.

Стимулы, действующие на органы чувств, посылают импульсы по чувствительным нервам, состоящим из пучков чувствительных нейронов. Чувствительные нейроны несут импульсы к головному и спинному мозгу от всех рецепторов — ушей, глаз, вкусовых сосочков, носа, кожи. Чувствительные нейроны несут также импульсы от всех внутренних органов тела. Вы можете осознавать лишь некоторые из этих сигналов. Даже с закрытыми глазами вы знаете положение ваших рук — скрещены ли они или нет. Вы знаете это потому, что чувствительные нейроны, связанные с мышцами, несут к мозгу импульсы, информирующие о положении мышц. К числу чувствительных нейронов, деятельность которых вы не осознаете, относятся те, которые несут импульсы от сердца, желудочно-кишечного тракта, кровеносных сосудов, почек и других внутренних органов к головному и спинному мозгу.

384

25—9. Диаграмма расположения отделов мозга, контролирующих некоторые функции.



25 — 6. Головной мозг, спинной мозг и двигательные нейроны. Спинной мозг представляет собой цилиндр, состоящий из нервных волокон, которые начинаются в головном мозге и тянутся вдоль спины. Головной мозг — это расширенный передний конец спинного мозга. Он состоит из многих миллионов нейронов и осуществляет наиболее высокоспециализированную нервную регуляцию. Головной и спинной мозг называют центральной нервной системой. Нервы из всех частей тела несут импульсы к центральной нервной системе и от центральной нервной системы.

Импульсы, полученные одним из отделов спинного мозга, могут передаваться к другим его отделам или к головному мозгу.

Головной и спинной мозг образуют координирующий центр нервной системы человека. Их можно сравнить с центральным распределительным щитом телефонной станции. Однако это сравнение не слишком подходящее, так как мозг действует на гораздо более высоком уровне. Он разбирается и управляет, а коммутатор на станции только соединяет. Благодаря высокой степени специализации мозга человек выделяется из всех животных. Человек применяет орудия труда, он может общаться с другими представителями своего рода посредством языка. Он способен сохранить свои знания о самом себе и окружающем мире в виде записей и передать накопленные знания последующим поколениям.

Импульсы, поступающие в мозг по чувствительным нейронам, совершенно одинаковы. Импульсы от глаз, ушей, болевых рецепторов идентичны. Можно вызвать прохождение импульсов по нейронам, просто прикоснувшись к ним. Если вы коснетесь нейрона, идущего от глаза, возникнет ощущение света. Если вы коснетесь нейрона, идущего от уха, получится ощущение звука. Предположим, что мы смогли бы выделить нерв, ведущий от глаза к мозгу, и связать его с рецепторными клетками уха. Тогда при прослушивании музыки у нас возникало бы ощущение света, а не звука.

Именно в мозгу создаются зрительные и слуховые ощущения, ощущения запаха, осязания, вкуса. Чувствительные нейроны от каждого типа органов чувств оканчиваются в специальных отделах мозга.

Локализация некоторых из них показана на рисунке 25—9.

Мышцы и железы активируются двигательными нервами. Двигательные нервы состоят из пучков **двигательных, или моторных, нейронов**. Эти нейроны несут импульсы от головного и спинного мозга к мышцам и железам, которые отвечают на раздражение.

25 — 7. Нервная регуляция. В головной мозг могут поступать импульсы из различных частей тела. Одновременно в нем возникают импульсы, посылаемые к различным органам.

Таким образом, головной мозг контролирует ответные реакции организма. Скорость дыхания определяется скоростью сокращения межреберных мышц и диафрагмы. Ток крови по кровеносной системе контролируется сокращением сердечной мышцы. Движения нашего тела при плавании, танце и беге зависят от контролируемых сокращений многих мышц.

Помимо активности, контролируемой головным мозгом, которую мы осознаем, имеется ряд функций, контролируемых головным мозгом так, что мы этого не осознаем. Например, во время физических упражнений в клетках увеличивается потребление глюкозы и кислорода и образование углекислого газа. Организм отвечает на это увеличением скорости дыхания и скорости движения крови. Это достигается тем, что нервные импульсы, идущие из головного мозга по двигательным нейронам к межреберным мышцам, диафрагме и сердцу, посылаются с большей частотой. Все это происходит без нашего ведома.

Каким образом в мозг поступают сигналы о том, что клеткам не хватает кислорода и слишком медленно удаляется из них углекислый газ? Небольшой отдел мозга чувствителен к содержанию углекислого газа в крови. Если концентрация углекислого газа увеличивается, этот отдел возбуждается. Отсюда посылаются нервные импульсы к отделу мозга, контролирующему скорость дыхания. Вследствие этого больше нервных импульсов идет по моторным нейронам к межреберным мышцам и диафрагме. Воздух вдыхается и выдыхается более быстро. Концентрация углекислого газа в крови падает, отдел мозга, чувствительный к его содержанию, больше не возбуждается, и дыхание возвращается к норме.

25 — 8. Рефлекторная деятельность спинного мозга. Каким образом змея или курица может двигаться после того, как ей отрежут голову? Почему человек, отрезавший голову у змеи, может быть укушен этой отрезанной головой? Для ответа на эти вопросы требуется понимание рефлекторной деятельности, контролируемой спинным мозгом.

Наши знания о рефлексах спинного мозга базируются на трудах английского физиолога К. С. Шеррингтона и других биологов, работавших в первые годы XX века. Простейший рефлекс может осуществляться двумя-тремя нейронами, образующими **рефлекторную дугу**. Рефлекторная дуга из двух нейронов показана на рисунке 25 — 10. Эта рефлекторная дуга состоит из чувствительного и моторного нейронов.

Примером рефлекса, осуществляемого двухнейронной дугой, является коленный рефлекс у человека. Коленным рефлексом называется подергивание ноги при нанесении удара молоточком по сухожилию ниже коленной чашечки. Рецепторы, растягивающиеся при ударе в сухожилии, посылают импульсы по чувствительным волокнам, идущим вверх по ноге, к скоплению клеток, находящихся около спинного мозга. Такое скопление тел нервных клеток называется **ганглием**. Более короткие волокна отходят от ганглия к спинному мозгу. Концы этих чувствительных волокон в спинном мозге тесно связаны с волокнами и клеточными телами второй группы нейронов — двигательными нейронами. Волокна, отходящие от моторных нейронов, проводят импульсы к мышцам бедра. Эти импульсы вызывают сокращение мышц передней поверхности бедра и расслабление мышц задней поверхности. В результате голень после удара по колену подергивается вперед.

Человек, которого ударили по колену, осознает это. Происходит это благодаря тому, что импульсы идут также и по другим путям. Часть импульсов проходит от чувствительных нейронов вверх по спинному мозгу к головному. Однако спинальные рефлексы не зависят от того, осознаем мы их или нет. Они наблюдаются и в глубоком сне, и в том случае, если спинной мозг перерезан и импульсы не могут достигнуть головного мозга.

Большинство рефлекторных дуг более сложны, чем дуга коленного рефлекса, и

включают больше двух нейронов. Путь рефлекса может проходить вверх или вниз по спинному мозгу. Спинальный рефлекс может включать больше чем одну рефлекторную дугу. Этим можно более или менее удовлетворительно объяснить, почему может извиваться обезглавленная змея или бегать обезглавленная курица. Эти ответные реакции чрезвычайно сложны. Движение частично обусловлено цепью рефлексов. Один стимул вызывает сокращение одной мышцы. Сокращение этой мышцы стимулирует другой нерв, который стимулирует другую мышцу, и т. д.

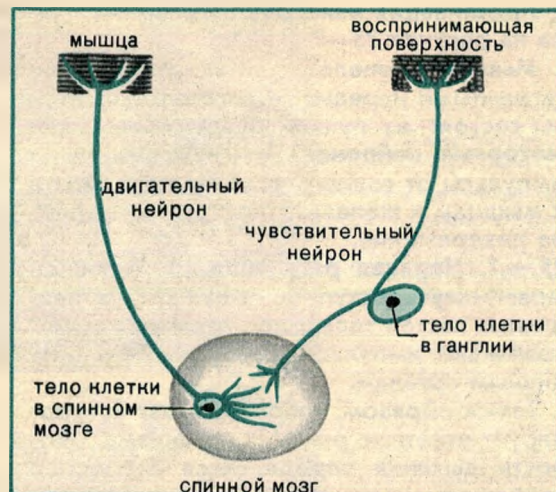
Рассмотрим, например, что происходит, если вы получили болевое раздражение, наступив на гвоздь.

Из собственного опыта вы знаете, что в этом случае вы отдернете ногу вверх, согнув колено, а часто при этом сокращаются и другие мышцы ноги. Этот рефлекс осуществляется рефлекторной дугой, состоящей из трех нейронов — чувствительного нейрона, вставочного нейрона в спинном мозге и моторного нейрона (рис. 25—11). Этот рефлекс называется сократительным, так как он приводит к сокращению, или сгибанию, ноги. Точно такая же ответная реакция наблюдается у других позвоночных. Можно думать, что это один из наиболее общих типов рефлекторного ответа на боль; следовательно, такой рефлекс является защитным против возможного повреждения.

Такого типа рефлекс имеет место в том случае, если не поврежден спинной мозг, даже если головной мозг разрушен.

Таким образом, рефлекс можно описать как цепь реакций от места стимуляции к спинному мозгу и от спинного мозга к мышце или железе, которая активируется. В этой картине, однако, цепь реакции показана в виде «короткой цепи», как будто в нее совсем не включается головной мозг. В действительности, даже если все участки дуги, необходимые для осуществления рефлекса, содержатся в спинном мозге, головной мозг человека оказывает мощное контролирующее влияние на спинной мозг и, следовательно, на всю рефлекторную деятельность.

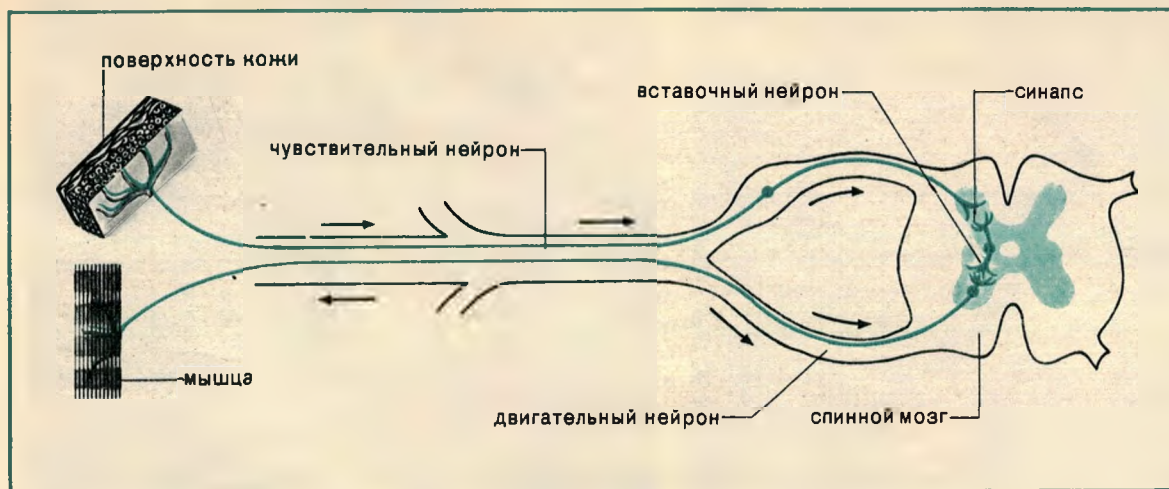
У человека после перерезки спинного мозга в течение некоторого времени спинальные рефлексы как будто исчезают. До 6 месяцев тело остается парализованным ниже той области, в которой повреж-



25—10. Простая двухнейронная рефлекторная дуга. Импульс проходит по чувствительному нейрону к моторному (двигательному), который вызывает сокращение мышцы.

ден спинной мозг. Однако спустя некоторое время начинают появляться движения в ответ на раздражение кожи нижних частей тела. Затем сократительные рефлексы вновь становятся ярко выраженными. Долгий период отсутствия рефлексов объясняют тем, что нормальное функционирование спинного мозга зависит от постоянной передачи контролирующих сигналов из головного мозга. Спинному мозгу после перерезки требуется длительное время, чтобы приспособиться к отсутствию импульсов от головного мозга. Хотя такого рода явления существуют и у других животных, однако спинной мозг человека больше зависит от контроля его относительно большого головного мозга.

Можно продемонстрировать и другими способами, что спинальные рефлексы контролируются головным мозгом. Например, канатоходец может наступить на какой-либо острый предмет. В результате рефлекторной реакции на это раздражение он мог бы потерять равновесие, но его головной мозг обеспечивает сознательный контроль в такой ситуации. Канатоходец подавляет рефлексы и сохраняет положение, необходимое для удержания равновесия. Эта способность осуществлять сознательный контроль над большинством наших рефлексов дает нам возможность самыми различными путями приспособляться к изменяющимся условиям.



25—11. Простая рефлекторная дуга, состоящая из чувствительного, вставочного (промежуточного) и моторного (двигательного) нейронов.

25 — 9. Рефлекторная деятельность головного мозга. Почти через все отделы головного мозга, так же как и через спинной мозг, проходят центральные участки многих рефлекторных дуг.

Рефлекторная деятельность головного мозга очень сходна с рефлекторной деятельностью спинного мозга, хотя, конечно, рецепторы, чувствительные нервы, моторные нервы и эффекторы в обоих случаях различны. Примером рефлекторной деятельности, зависящей от головного мозга, является мигательный рефлекс век. Любое раздражение глаза или века вызывает прохождение импульсов по особым нервам к головному мозгу. В рефлекторных центрах головного мозга импульсы переходят на двигательные нервы, которые несут их к мышцам век. Мышцы сокращаются, закрывая глаз. Наблюдается типичный мигательный рефлекс.

Существует важное различие между рефлекторной деятельностью, которая целиком зависит от спинного мозга, и той, которая наблюдается лишь в том случае, если не поврежден головной мозг. Если головной мозг не поврежден, то характер рефлекторной реакции может быть изменен таким образом, что те раздражители, которые ранее никогда не вызывали данной ответной реакции, смогут вызывать ее. Коленный и мигательный рефлексы у человека являются, как и многие другие рефлексы, врожденными, или безусловными. Изменение врожденных рефлексов,

возникновение связи между новым раздражителем и прежней реакцией называется выработкой **условного рефлекса**.

Первые работы по исследованию условных рефлексов принадлежат русскому физиологу И. П. Павлову. Павлов изучал врожденные рефлексы у собак и выяснил пути изменения этих рефлексов. Например, у щенков безусловным рефлексом на раздражение вкусовых рецепторов языка является слюноотделение. В одном из экспериментов Павлов использовал группу из 5 щенков. Он кормил их только молоком, пока они не достигли нескольких месяцев. Когда он впервые показал им мясо, это не вызвало слюноотделения. Однако, когда на языки щенков положили мясо, началось слюноотделение. После того как щенки еще несколько раз попробовали мяса, у них всегда происходило слюноотделение при виде мяса, даже если им не давали его попробовать. Вкусовые импульсы идут по нервным волокнам от языка к головному мозгу, где находятся тела нейронов. От этого места другие нервные волокна и нейроны несут импульсы к слюнным железам. В случае условного рефлекса, когда слюна выделяется у щенков при одном виде мяса, раздражитель действует на зрительные рецепторы глаза, а не на рецепторы языка.

Павлов добивался также слюноотделения у собак в ответ на другие раздражители. Исходно эти раздражители не вызывали выделения слюны. Собак помещали



388 25—12. Выработка условного рефлекса у кошки. В в е р х у — подкрепление звукового раздражителя пищей; в н и з у — проявление рефлекса на звук без подкрепления.



в звуконепроницаемую камеру, где за ними можно было наблюдать, не беспокоя их. Павлов пытался звонить в колокольчик или наносить собакам легкий удар током. Это не вызывало слюноотделения у собак. Если через несколько секунд после звонка собакам давали пищу, то после нескольких попыток у них наблюдалось отделение слюны в ответ только на звонок или удар тока. Таким образом, слюноотделение у собак было обусловлено возникновением нового пути рефлекса. Условные рефлексы играют важную роль в поведении, а также в ответных реакциях животных (рис. 25—12).

Помимо рефлекторной деятельности, головной мозг осуществляет множество сложных, объединяющих функций. Эти функции зависят частично от импульсов, поступающих от различных рецепторов, но они более сложны, чем обычные рефлекторные реакции. Специальные центры в мозге находятся в состоянии спонтанной активности в результате постоянного поступления импульса из контролируемой ими области. Примером такого рода активности является ритмическое поступление импульсов из дыхательного центра мозга к мышцам грудной клетки и диафрагмы. Под действием этих импульсов возникают дыхательные движения.

В головном мозге наблюдаются более или менее ритмические изменения электрической активности. Эти измеримые электрические изменения, или «волны мозга», являются свидетельством активности мозга. Характер их меняется в зависимости от состояния активности мозга. Во время глубокого сна, например, волны становятся медленнее и выше. Они становятся менее регулярными, меньше по амплитуде и чаще, если человек бодрствует и насторожен. Каково значение этих электрических явлений? Где именно и как возникают они в мозге? У нас нет ответа на эти вопросы, хотя благодаря длительным исследованиям мы приблизились к их частичному пониманию.

● *Стимулы, получаемые специальными рецепторными клетками, переносятся чувствительными нейронами к головному и спинному мозгу. Спинной мозг представляет собой полую трубку, состоящую из нервных волокон и расположенную вдоль спинны, а головной мозг является расширенной передней частью*

спинного мозга. Основная часть высокоспециализированных регуляторных функций центральной нервной системы, осуществляется головным мозгом. Моторные нейроны переносят импульсы от мозга к мышцам и железам, в которых возникает ответная реакция.

Простейшие рефлексы осуществляются двумя-тремя нейронами, объединенными в рефлекторную дугу, которая проходит через спинной мозг. Примером такого спинномозгового рефлекса является коленный рефлекс. У человека спинномозговые рефлексы находятся под контролем головного мозга. Рефлекторные дуги некоторых рефлексов проходят не через спинной мозг, а через головной. Например, мигательный рефлекс век является рефлексом головного мозга.

◆ Проверьте себя

1. Что такое рецепторная клетка? 2. Опишите чувствительный нейрон. 3. Какова функция моторного нейрона? 4. Каким образом связаны спинной и головной мозг? 5. Опишите рефлекторную дугу. 6. Что такое спинномозговой рефлекс? 7. Что такое рефлекс головного мозга?

389

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Нервная система объединяет деятельность всех частей тела. Центральная нервная система, состоящая из головного и спинного мозга, проводит импульсы от рецепторов к эффекторам. При раздражении какого-либо рецептора возникает ответная реакция соответствующего эффектора. Такого типа интегрирующая деятельность является главной функцией нервной системы.

Основной структурной и функциональной единицей нервной системы является нейрон. Все нейроны в общих чертах сходны между собой и состоят из аксона, дендритов и тела клетки. Сигналы переносятся по нейронам в виде химических и электрических изменений, называемых нервным импульсом.

Нейроны связаны друг с другом таким образом, что могут осуществлять интегрирующую деятельность. Простейшим объединением нейронов является двухнейронная рефлекторная дуга. Многие типы более сложных рефлексов играют важную роль во взаимодействии человека с окружающей средой.



Эти кажущиеся хрупкими костные нити являются частью длинной кости нижней конечности, которая поддерживает массу всего тела.

390



Скелетная и мышечная системы

Скелет выполняет в теле животного опорную и защитную функции и обеспечивает возможность его передвижения. Однако скелет сам по себе, без мускулатуры, не способен к движению, как колеса автомобиля не могут двигаться без источника энергии. Как скелетная, так и мышечная системы способствуют объединению деятельности всего организма.

Опорные структуры

26 — 1. Скелетные системы, их опорная и защитная функции. Многоклеточные организмы ограничены в своих размерах, если они не имеют какого-то рода устойчивой опорной структуры. Без таких структур организм разрушился бы. Помимо того что они служат опорой для мягких тканей, эти структуры необходимы и для передвижения животного, а в некоторых случаях и для его защиты. Например, черепная коробка защищает головной мозг человека.

Для большинства животных характерно наличие **скелета**. Скелет может быть двух основных типов — наружный, или **экзоскелет**, который образуется на поверхности тела животного, и внутренний, или **эндоскелет**, образующийся внутри тела.

У многих организмов имеется экзоскелет. У некоторых простейших, например радиолярий, поверх клеточной мембраны имеются затвердевшие выделения. У других простейших, например у некоторых жгутиковых, в клетке находятся твердые палочковидные тельца, выполняющие, по-видимому, роль опорных структур. У моллюсков имеется экзоскелет, в основном известковый (состоящий из углекислого кальция). Членистоногие покрыты членистым скелетом, построенным из сложного органического вещества.

Для многих животных характерен эндоскелет. В толще тела губок имеются микроскопические палочки или волокна, образованные клетками, лежащими в мышечном слое губки. Поэтому эти опорные структуры можно назвать внутренним скелетом; скелет морских звезд покрыт лишь тонким слоем ткани, но его тоже можно считать эндоскелетом.

Для позвоночных характерен внутренний скелет, состоящий из большого количества подвижно сочлененных костей (рис. 26 — 1).

Наружный скелет ограничивает размеры животного, в то время как внутренний скелет ограничивает размеры животного в гораздо меньшей степени. Некоторые животные с внутренним скелетом, такие, как слоны, киты, вымершие динозавры, достигли гигантских размеров.

26 — 2. Строительный материал для скелета. Опорный скелет высших позвоночных построен из костной ткани. Кость состоит из живых костных клеток, окру-

женных матриксом из неживого вещества. Это плотное межклеточное вещество выделяют костные клетки. Клетки не полностью отделены друг от друга благодаря существованию сети канальцев, пронизывающих межклеточное вещество. Через эти канальцы костные клетки контактируют друг с другом и с кровеносными сосудами (рис. 26—2).

Строение кости значительно отличается от строения мягких тканей тела. У молодого зрелого животного в костной ткани содержится лишь 25% воды, в то время как в других тканях ее может содержаться от 60 до 90%. Кости отличаются высоким содержанием минерального вещества. Кость приблизительно на 45% состоит из минеральных веществ, главным образом из фосфата и карбоната кальция. Если ввести в кровяное русло ионы радиоактивного кальция, натрия или фосфата, они довольно быстро окажутся в костной ткани. Ионы кальция, например, так быстро переходят из плазмы крови в кости и обратно, что все содержащиеся в плазме ионы кальция обмениваются на кальций костной ткани в течение одной минуты. Наблюдается также быстрый обмен фосфатными и другими ионами между тканевыми жидкостями и костной тканью. Именно эти минералы придают кости ее прочность и твердость.

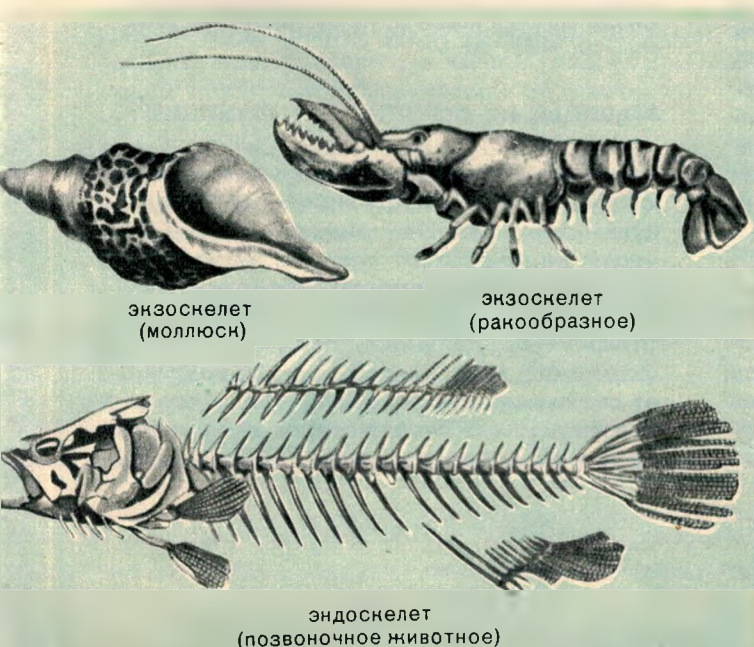
Через почки и желудочно-кишечный тракт происходит постоянное удаление ионов кальция и фосфата. Так как не только кости, но и другие ткани организма нуждаются в этих веществах, необхо-

димо, чтобы эта убыль восполнялась. Если в пище недостает этих минералов, то эти ионы извлекаются из костной ткани. При остром недостатке этих минералов кости могут отдать до одной трети своих минеральных веществ, чтобы удовлетворить потребность в них крови и других тканей. В результате такой потери минеральных веществ кости становятся мягкими, губчатыми и ломкими. Во время беременности организм будущей матери должен поставлять материал для формирования скелета ребенка. Чтобы удовлетворить эту возросшую потребность в кальции, происходит извлечение минералов из скелета матери. Чтобы избежать этого, в диету беременных женщин часто добавляют таблетки кальция.

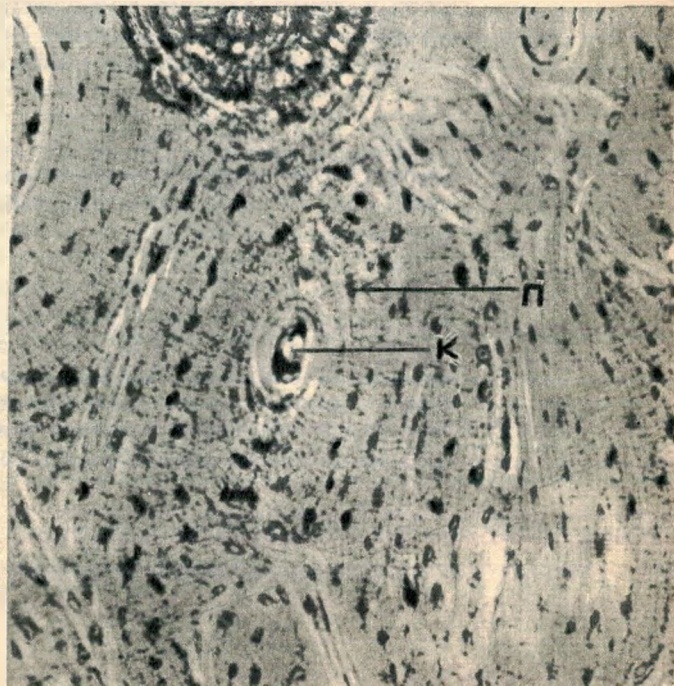
26 — 3. Регуляция процесса образования кости. Нормальное строение кости является результатом тонко сбалансированного обмена между костной тканью и внешней средой. Поддержание определенного уровня минеральных веществ в кости достигается благодаря действию гормонов, витаминов, а также поставке минеральных веществ с пищей. Гормон паращитовидных желез участвует в регуляции уровня кальция и фосфата в крови и кости. Паращитовидные железы представляют собой небольшие комочки ткани, прикрепленные к щитовидной железе человека (рис. 24 — 12). Гормон паращитовидной железы действует частично путем изме-

391

26—1. Примеры двух различных типов скелета.



26—2. Система канальцев в кости. Костные клетки расположены в небольших полостях, связанных друг с другом канальцами. Эти канальцы расположены кольцами вокруг центрального канала.



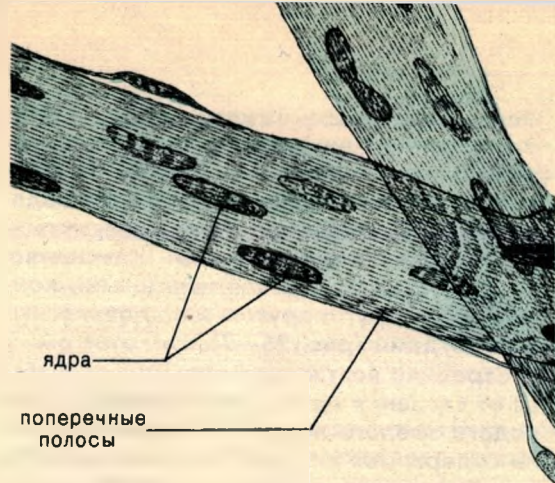


26—3. Вверху — группа клеток гладкой мышцы из стенки кишечника (х 850); внизу — схема, изображающая отдельные клетки гладкой мышцы.

нения процессов, протекающих в почках. Полагают, что гормон вызывает в почках уменьшение выделения кальция и увеличение выделения фосфора. Экспериментальные данные убедительно показывают, что гормон паращитовидных желез действует также и непосредственно на костную ткань. Этот гормон поддерживает постоянный уровень кальция в крови, регулируя выведение кальция из кости. Имеются также данные о том, что деятельность паращитовидных желез контролируется концентрацией ионов кальция в крови, что выделение ими гормона происходит лишь при низком содержании кальция в крови. Такого рода регуляция может быть примером обратной связи, подобной той, которая имеется у щитовидной железы (см. раздел 24—8).

Рост скелета управляется гормоном, который вырабатывается в гипофизе. Если в гипофизе ребенка не образуется гормона, то рост ребенка задерживается и он остается карликом. Если же в детстве и юности образуется слишком много этого гормона, человек вырастает очень высоким, до 2,4 м и выше. Многие другие эндокринные железы — такие, как половые железы, щитовидная железа, кора надпочечников, — влияют непосредственно на рост и строение скелета.

Некоторые витамины, особенно А, С, D, имеют большое значение для нормального функционирования костной ткани. Вы, вероятно, помните, что витамины являются важной составной частью ферментов (см. раздел 6—4). Мы все еще не можем полностью объяснить их действие на костную ткань. Например, витамин D необхо-



26—4. Поперечнополосатая мышца. В волокнах невозможно различить отдельные клетки.

дим детям для нормального формирования костей. Если ребенок не получает в достаточном количестве этот витамин, у него может развиваться рахит — заболевание, при котором кости размягчаются и легко искривляются.

● Скелет у многоклеточных организмов выполняет опорную и защитную функции. Экзоскелет расположен на поверхности тела, эндоскелет — внутри тела. Внутренний скелет позвоночных состоит из множества подвижно сочлененных костей. Костная ткань состоит из живых костных клеток и неживого твердого межклеточного вещества. Формирование и нормальное состояние костной ткани регулируется гормонами.

◆ Проверьте себя

1. Какие типы скелетных систем существуют в животном мире? 2. Каковы функции скелетной системы? 3. Опишите строение кости. 4. Какие факторы влияют на рост кости? 5. Каковы основные минеральные вещества кости?

Мышцы, их структура и функции

26—4. Функции мышц. Мышцы выполняют две основные функции — двигательную и опорную. На примере дождевого червя, не имеющего скелета, можно хорошо проиллюстрировать обе эти функции. Те же самые мышцы, с помощью которых червь движется, поддерживают и форму его тела, буквально — он сохраняет свою целостность благодаря мышцам. Что произошло бы, например, с органами брюшной полости, если бы исчезли

брюшные мышцы? Мышцы, таким образом, участвуют и в движениях организма, и в поддержании формы тела.

Когда идет человек или ползет дождевой червь, эти движения легко наблюдать. Однако внутри тела животного происходят, помимо этого, движения, которые не столь очевидны, но также осуществляются мышцами. Движение крови, например, является результатом мышечной деятельности сердца и кровеносных сосудов (см. разделы 20 — 10 и 20 — 12). У всех высших животных движение пищи по пищеварительному тракту происходит благодаря мышечной активности пищеварительных органов (см. раздел 22 — 6).

Второй, хотя и не менее важной, функцией мышц является образование тепла. Всем известно, какое большое количество тепла выделяется в организме, когда человек танцует, играет в теннис, а также при других видах мышечной деятельности. **26 — 5. Типы мышечной ткани.** Под микроскопом можно различить два основных типа мышечной ткани — **гладкие** и **поперечнополосатые** мышцы. Гладкие мышцы сокращаются медленно. Их движения, в основном, невозможно контролировать произвольно, т. е. они не контролируются сознательными мыслительными процессами головного мозга. Например, при нормальных условиях гладкие мышцы пищеварительного тракта сокращаются медленно и ритмически. Гладкие мышцы состоят из четко разграниченных индивидуальных клеток. Они имеют вытянутую, веретенообразную форму, заострены на обоих концах и достигают в длину в среднем нескольких десятых миллиметра. Они содержат единственное расположенное в центре ядро. Цитоплазма этих клеток выглядит под микроскопом однородной. Однако, если подвергнуть клетки гладких мышц специальной химической обработке, можно различить в них тонкие продольные фибриллы. Мышечная фибрилла является той частью мышечной клетки, которая осуществляет мышечное сокращение. Гладкая мышца показана на рисунке 26 — 3.

Поперечнополосатые мышцы во многом отличаются от гладких мышц. Во-первых, поперечнополосатые мышцы сокращаются гораздо быстрее, чем гладкие. Во-вторых, нервный контроль за деятельностью этих мышц является в основном сознательным: сознательные импульсы,

посылаемые головным мозгом животного, обеспечивают увеличение или уменьшение скорости и степени мышечного сокращения. Например, если вы испугались, вы можете убежать. Насколько быстро вы бежите, зависит от сигналов, посылаемых вашим мозгом мышцам ног. Если опасность велика и близка, мышцы ног отвечают на сигналы мозга сокращениями максимальной скорости и силы. Вы бежите с максимальной скоростью. Когда опасность позади, ваши ноги подчиняются иным сигналам мозга. Вы замедляете бег или останавливаетесь. Такой тип нервного контроля называется сознательным контролем.

У позвоночных, включая человека, имеется полосатая мышца и другого типа. Эта мышца находится только в сердце и называется поэтому **сердечной мышцей**. Эта мышца поперечнополосатая, однако контролируется она без участия сознания. В течение всей жизни индивидуума сердечная мышца получает лишь кратковременный отдых в промежутках между сокращениями сердца.

Между гладкими и поперечнополосатыми мышцами имеются структурные различия. Сравните рисунки 26 — 3 и 26 — 4. В поперечнополосатой мышце нельзя выделить четко отграниченных клеток. При образовании такой мышцы в результате последовательных делений из одной клетки образуется длинное, непрерывное волокно, в котором перегородки между отдельными клетками отсутствуют. Это волокно содержит множество ядер. Фибриллы поперечнополосатой мышцы состоят из чередующихся светлых и темных участков, называемых полосами. Это чередование светлых и темных полос является результатом определенного расположения тонких нитей, которые образуют фибриллы.

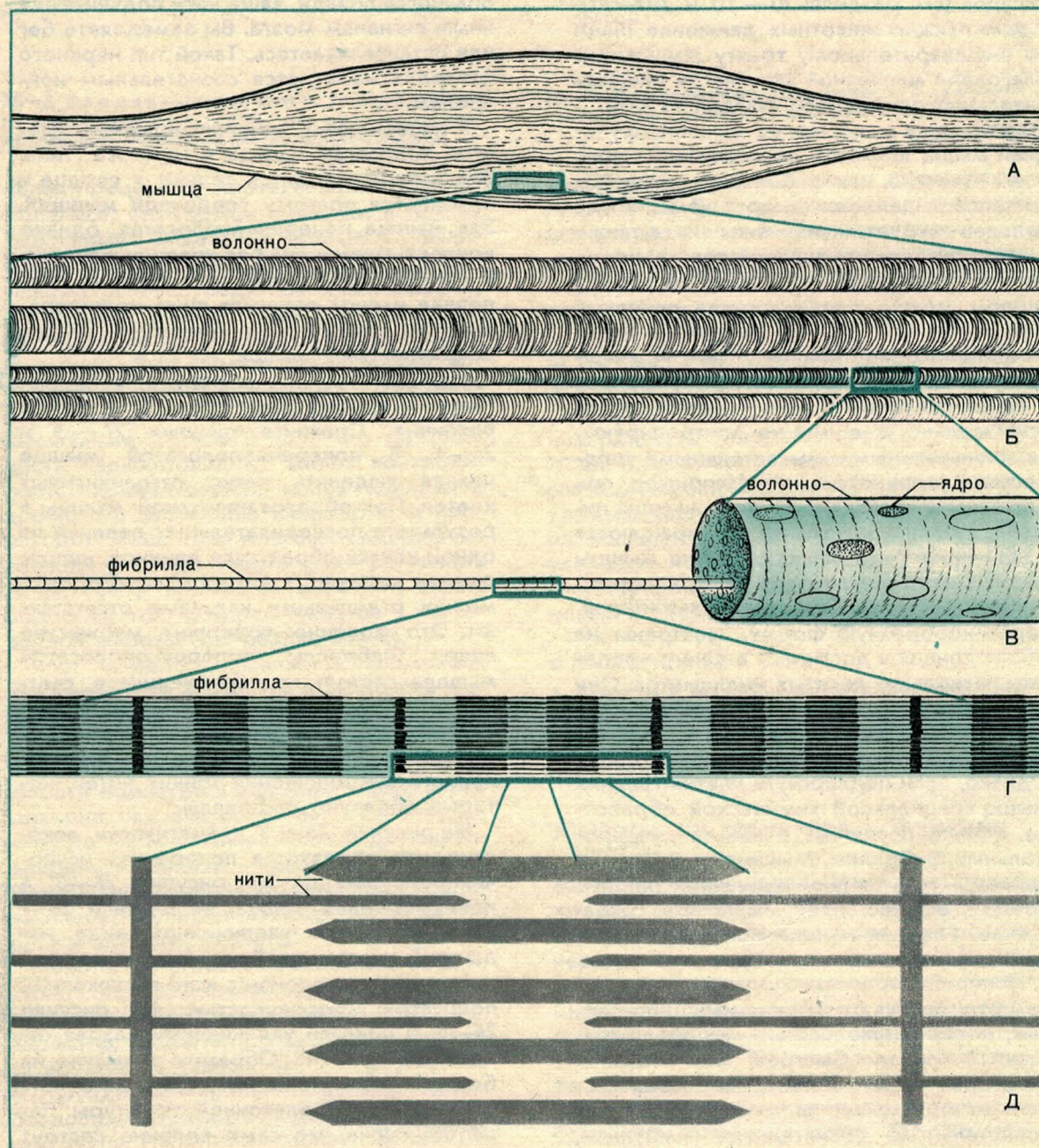
На рисунке 26 — 5 схематически показано, как образуется поперечная исчерченность мышцы. На рисунке 26 — 5, А показана целая мышца, на рисунке 26 — 5, Б показан в увеличенном виде маленький участок этой мышцы, состоящий из отдельных волокон с ясно выраженной полосатой исчерченностью. На рисунке 26 — 5, В показан увеличенный разрез отдельного волокна. Обратите внимание на большое количество ядер в волокне и отсутствие четкой клеточной структуры. Заметьте также, что само волокно состоит

из множества отдельных фибрилл. Эти фибриллы представляют собой сократительные единицы поперечнополосатых мышц. Увеличенный разрез одной из таких фибрилл на рисунке 26—5, Г показывает более четко, с чем связано наличие светлых и темных полос в мышечном волокне. На рисунке 26—5, Д показано

расположение тончайших нитей, ответственных за образование поперечной исчерченности мышц.

Если возвратиться от рисунка 26—5, Е к рисунку 26—5, Д, можно заметить, что светлая полоса в середине фибриллы является результатом параллельного расположения только более толстых нитей. Бо-

26—5. Светлые и темные полосы поперечнополосатой мышцы.



лее темные полосы с каждой стороны от этой светлой полосы представляют собой области, где перекрываются толстые и тонкие нити. Самые светлые полосы, идущие вслед за темными, являются результатом параллельного расположения только тонких нитей. И наконец, очень узкие темные линии на концах среза волокна, показанного на рисунке 26—6, Е, — это те участки, в которых тонкие структурные нити волокна проходят через очень плотное белковое вещество, детали строения которого пока еще не полностью ясны.

На рисунке 26—5, Д показана сильно увеличенная часть мышечной фибриллы. В мышечной ткани фибриллы располагаются параллельно и так, что темные полосы одной фибриллы точно совмещаются с темными полосами другой, и точно так же рядом лежат и светлые полосы. Поэтому если поперечнополосатую мышцу рассматривать под микроскопом, такое расположение темных и светлых полос многих фибрилл, лежащих рядом друг с другом, образует поперечную исчерченность мышцы темными и светлыми полосами. Эти полосы видны на электронной микрофотографии мышцы кролика на рисунке 26—6. Темные и светлые полосы этих фибрилл слегка смещены относительно друг друга, что связано с нарушениями, вызванными приготвлением мышечного препарата для микроскопирования (сравните рисунки 26—5 и 26—6). Микроскопические исследования мышечной ткани привели к появлению гипотез относительно механизмов мышечного сокращения.

26—6. Типы мышечной ткани у других животных. Мышечную активность можно обнаружить даже у одноклеточных простейших. У этих организмов обнаружены гладкие мышечные фибриллы. Мышцы большинства низших беспозвоночных состоят из гладких мышечных клеток. Они сокращаются медленно и ритмически, так же как гладкие мышцы пищеварительного тракта у позвоночных. У высших беспозвоночных, таких, как черви и некоторые моллюски, отдельные клетки мышечной ткани все еще довольно просты, и их гладкие мышцы имеют наиболее простой тип строения. Только у высших беспозвоночных, таких, как насекомые и другие членистоногие, и у позвоночных некоторые мышцы становятся высокоспециализи-

рованными, и у них появляется поперечная исчерченность. Особые типы поперечнополосатых мышц найдены у членистоногих. Они состоят не из длинных параллельных волокон, а из волокон, которые многократно ветвятся. Волокна в таких мышцах переплетаются и сливаются, в отличие от разделенных друг от друга и параллельных волокон в скелетной и сердечной мышцах.

У позвоночных, включая человека, скелетные мышцы являются поперечнополосатыми и находятся под контролем сознания. Кости скелета движутся в результате сокращения и расслабления этих мышц. Благодаря этим движениям скелета движется весь организм позвоночного животного в целом. Поперечнополосатые мышцы удерживают вместе кости скелета и поддерживают некоторые внутренние органы.

У всех позвоночных наибольшее количество гладких мышц находится в таких органах пищеварительного тракта, как пищевод, желудок и кишечник. Гладкие мышцы имеются в стенках кровеносных сосудов, а также в стенках и протоках других внутренних органов, включая и органы размножения.

26—7. Строение мышечной системы. Поперечнополосатые мышцы, прикрепленные к костям, называют скелетными. Чтобы мышцы могли осуществлять движения частей тела, они должны быть прикреплены одним концом к подвижной части скелета, а другим — к менее подвижной. Мышцы прикрепляются к костям с помощью плотных, неэластичных сухожильных связок. Более подвижная точка называется прикреплением мышцы, а менее подвижная — началом мышцы. Без этих точек прикрепления мышцы были бы бесполезно сокращающейся массой.

Скелетные мышцы обычно располагаются так, что действию одной мышцы противопоставлено противодействие другой. Когда скелетная мышца сокращается, это вызывает движение какой-то части тела. Когда сокращается противодействующая ей мышца, смещившаяся часть возвращается в исходное положение. Большинство скелетных мышц распределено в виде таких пар-антагонистов. Хорошим примером таких мышц-антагонистов являются сгибатели и разгибатели. Мышца-сгибатель сгибает конечность в суставе, разгибатель выпрямляет ее (рис. 26—7).

Такая пара сгибатель — разгибатель осуществляет движения локтевого сустава. Если вы подумаете, то сможете привести и другие примеры.

Если обе мышцы такой пары одновременно сократятся, сустав (конечность) будет находиться в устойчивом выпрямленном положении.

Такая устойчивость необходима, например, когда человек стоит неподвижно. Удержание тела в стоячем положении зависит частично от сокращения сгибателей и разгибателей голени, которые удерживают ногу от сгибания в колене. Однако для любого обычного движения необходимо, чтобы одна-две мышцы сократились.

● Мышцы должны быть связаны с костными структурами животного, чтобы поддерживать другие ткани тела. Мышцы необходимы также для выполнения различных движений. Имеется два основных типа мышц — гладкие и поперечнополосатые. Они отличаются друг от друга по строению, скорости сокращения и типу нервного контроля.

Гладкие мышцы состоят из отдельных клеток, сокращаются медленно, и сокращения их контролируются без участия сознания.

Поперечнополосатые мышцы имеют светлые и темные полосы, в них невозможно различить отдельные клетки. Они сокращаются быстро, и, за исключением сердечной мышцы, их сокращения контролируются сознательно.

◆ Проверьте себя

1. Каковы главные функции мышц? 2. Каковы различия между гладкими и поперечнополосатыми мышцами? 3. Как мышцы осуществляют свою двигательную функцию? 4. Что такое мышечные фибриллы, где они находятся? 5. Где расположены гладкие мышцы у высших животных? 6. Почему скелетные мышцы должны быть прикреплены к костям? 7. Почему скелетные мышцы должны существовать в виде пар мышц-антагонистов?

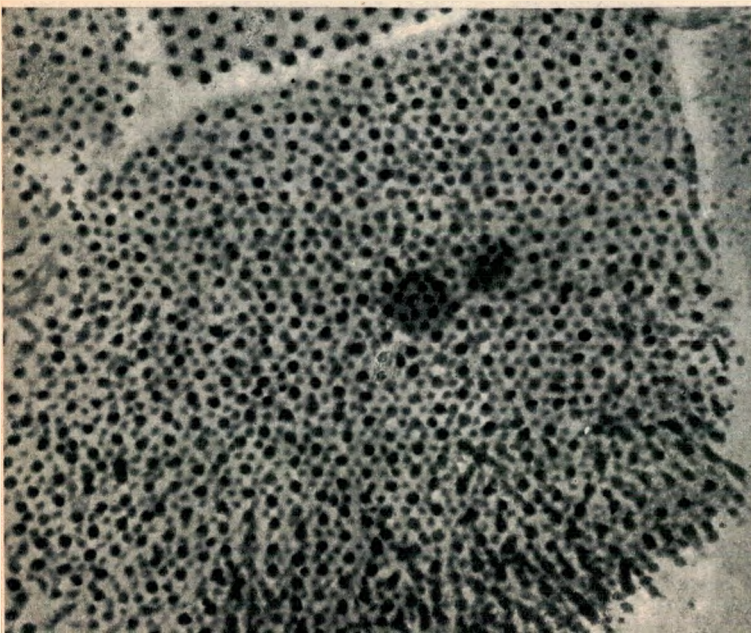
Мышечное сокращение

26 — 8. Действие мышц у различных животных. Крылья колибри, «висящей» в воздухе, совершают 55 биений в секунду. Мышца человеческого глаза сокращается за 0,01 секунды. Сердце птицы бьется со скоростью нескольких сотен сокращений в минуту. Это лишь некоторые из множества примеров чрезвычайно быстрого сокращения поперечнополосатых мышц позвоночных.

При исследовании скорости мышечных сокращений важно помнить, что поперечнополосатые мышцы сокращаются гораздо быстрее, чем гладкие.

Скорость мышечного сокращения у беспозвоночных в основном ниже, чем у позвоночных. У низших беспозвоночных сокращения мышц гораздо более медленны, так как у большинства из них имеются лишь гладкие мышцы. Насекомые, однако, составляют примечательное исключение среди высших беспозвоночных, так как их мускулатура состоит из чрезвычайно быстро сокращающихся попе-

26—6. Поперечнополосатая мышца. Справа — электронная микрофотография мышечной ткани (x 24 000). Видны отдельные волокна. Слева — электронная микрофотография поперечного разреза мышечного волокна (x 120 000).



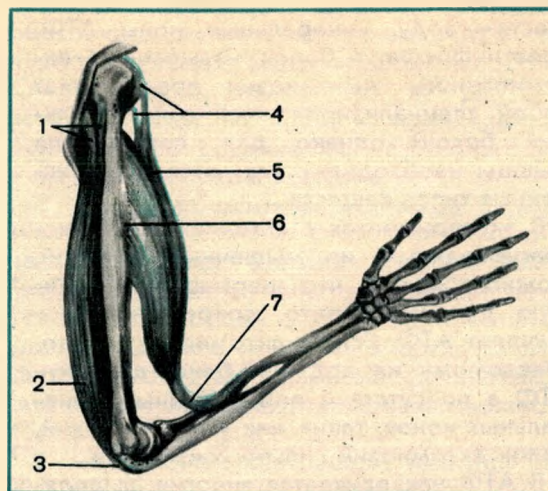
речнополосатых мышц. Мышцы крыльев насекомых сокращаются и расслабляются с очень большой скоростью.

26—9. Что вызывает сокращение мышц? Сокращения поперечнополосатых мышц вызываются нервными импульсами. Их активность зависит от импульсов, поступающих по нервам из спинного и головного мозга. Они настолько зависимы от этих нервных импульсов, что не только перестают сокращаться, если перерезать идущие к ним нервы, но и дегенерируют.

Кроме того, поперечнополосатые мышцы никогда не находятся в состоянии полного расслабления. Они всегда слегка сокращены. Скелетные мышцы постоянно получают импульсы из спинного и головного мозга. При каждом произвольном движении сигналы из головного и спинного мозга координируют активность мышц, хотя мы можем и не осознавать этого и не делать какого-либо сознательного усилия. Эта координация зависит от стимуляции, возникающей в нервных окончаниях, расположенных в мышцах и во всем теле. Эти замечательные контролируемые механизмы незаметны до тех пор, пока они не нарушаются в результате болезней или повреждений, вызывающих параличи, дрожание или другие нарушения координации.

Когда нервный импульс достигает места соединения нерва и мышцы, там возникают сложные биохимические процессы (см. раздел 25—4). Не все эти реакции в одинаковой мере изучены. Конечным результатом нервного импульса является сокращение мышечных фибрилл. Сокращение скелетной мышцы в целом определяется сокращением этих отдельных фибрилл. У других типов мышц сокращение могут вызывать и другие импульсы, помимо нервных.

26—10. Механизм мышечного сокращения. Проблема мышечного сокращения интенсивно исследуется и обсуждается в течение многих лет. Имеется несколько гипотез, пытающихся объяснить этот процесс. В прошлом многие исследователи были сторонниками гипотезы, согласно которой молекулы мышечных белков представляют собой длинные цепочки. Во время расслабления они похожи на растянутую пружину, во время сокращения — на спущенную пружину. Согласно



26—7. Пара мышц: сгибатель (бицепс) и разгибатель (трицепс): 1 — начало трицепса; 2 — трицепс; 3 — прикрепление трицепса; 4 — основание бицепса; 5 — бицепс; 6 — плечевая кость; 7 — прикрепление бицепса.

другой гипотезе, основанной на электронномикроскопических наблюдениях, сокращение происходит в результате скольжения тонких нитей фибрилл относительно друг друга. Эта гипотеза, впервые предложенная Г. Е. Хаксли, называется гипотезой скользящих нитей (рис. 26—8).

Фибриллы — сократительные единицы мышц — состоят, по-видимому, из нитей двух типов — толстых и тонких. Электронный микроскоп позволяет понять, каким образом эти нити могут скользить относительно друг друга. Основой для этих теоретических объяснений служат фотографии сокращенных и нормальных мышечных фибрилл (рис. 26—9). Следует заметить, однако, что предлагаемое объяснение является гипотезой, а не фактом. Действительно, другие электронные микрофотографии не вполне согласуются с гипотезой скользящих нитей. Эта гипотеза не может также объяснить укорочение гладких мышц, так как в гладких мышцах не наблюдается такого расположения фибрилл, как в поперечнополосатых. Короче, несмотря на множество экспериментов и существующих гипотез, механизм мышечного сокращения остается неясным.

26—11. Энергетика мышечного сокращения. Химический анализ нитей, из которых состоят фибриллы, показал, что они содержат в основном пять типов ве-

ществ — воду, минеральные ионы, АТФ, креатинфосфат и белок, называемый **актомиозином**. Актомиозин представляет собой специализированный сократительный белок, однако для сокращения мышцы необходимы все пять перечисленных типов веществ.

В экспериментах с актомиозином, экстрагированным из мышечных волокон, можно показать, что энергию, необходимую для мышечного сокращения, поставляет АТФ. Если к актомиозину, подогреваемому на водяной бане, добавить АТФ в присутствии определенных минеральных ионов, таких, как магний и калий, белок актомиозин сильно сократится.

В АТФ накапливается энергия, выделяющаяся при окислении гликогена. Гликоген представляет собой сложный углевод, состоящий из множества соединений между собой молекул глюкозы. Большая молекула гликогена благодаря действию ферментов расщепляется в мышечной клетке на отдельные молекулы глюкозы. Молекулы глюкозы расщепляются в результате брожения и дыхания (см. раздел 9—15). Оба эти процесса происходят в мышце, и в обоих случаях выделяется энергия, которая запасается в АТФ.

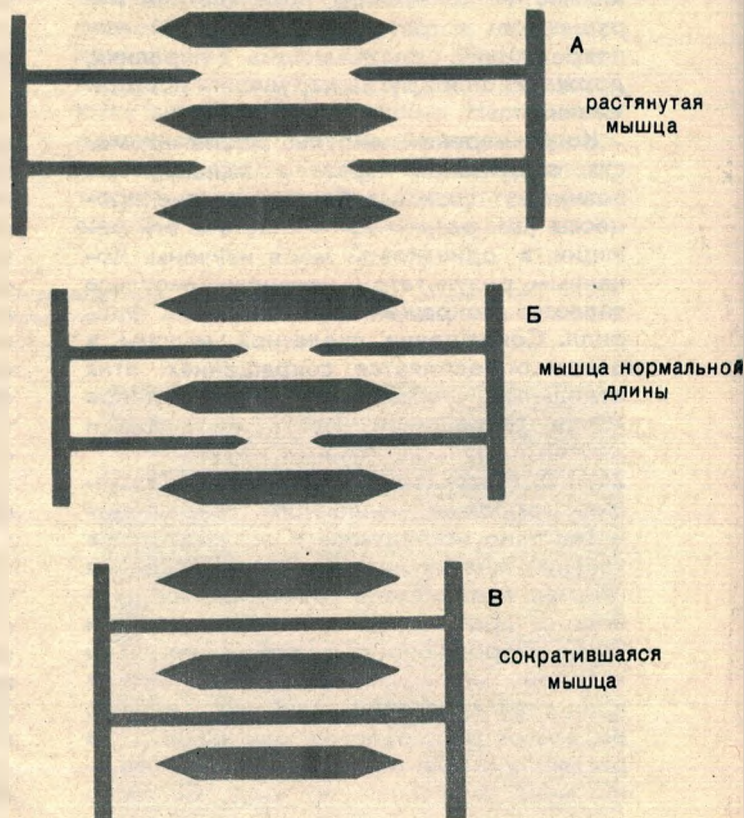
26—12. Гликолиз. Расщепление глюкозы в мышцах в отсутствие кислорода называется **гликолизмом**. В этой реакции пировиноградная кислота превращается в молочную кислоту. В отсутствие кислорода расщепление глюкозы идет только до молочной кислоты. Часто в мышцах при энергичной и длительной работе возникает кислородная задолженность, так как кислород расходуется более быстро, чем он поставляется к мышечным клеткам. Если развивается кислородная задолженность, в мышцах накапливается образующаяся в процессе гликолиза молочная кислота. В присутствии избытка молочной кислоты мышцы не могут сокращаться в ответ на раздражение. Другими словами, избыток молочной кислоты отравляет мышцу. Когда кислород попадает в такую ткань, молочная кислота частично превращается в пировиноградную кислоту, которая затем быстро расщепляется на воду и углекислый газ. Этот цикл реакций, в котором пировиноградная кислота расщепляется на воду и углекислый газ, или цикл Кребса, был описан в разделе 9—17. В цикле Кребса

освобождается значительно больше энергии, чем при гликолизе. Оставшаяся молочная кислота не расщепляется, а вновь превращается в гликоген.

На каждую молекулу глюкозы, расщепившуюся при гликолизе, образуется две молекулы АТФ. В этой реакции освобождается лишь 5% всей потенциальной химической энергии молекулы глюкозы. Однако, как бы ни была мала эта отдача, она может короткое время поддерживать деятельность мышц в отсутствие кислорода.

Мы подчеркивали, что источником энергии для АТФ является мышечный гликоген, который синтезируется из глюкозы и других органических соединений, поступающих с пищей. Следовательно, пища является первичным источником энергии для мышечного сокращения. Эта энергия освобождается позднее, при расщеплении гликогена, и переносится на АТФ.

26—8. Согласно гипотезе «скользящих нитей», тонкие нити движутся в сторону друг от друга при растяжении мышцы и по направлению друг к другу при ее сокращении.



26—13. АТФ и креатинфосфат. Каким образом энергия от АТФ переносится на мышечный белок? Напомним, что актомиозин — это мышечный белок, способный сокращаться. Эксперименты показывают, что АТФ в мышце структурно объединена с актомиозином. АТФ играет здесь двойную роль — поставщика энергии и структурной части сократительного механизма.

При сокращении мышцы комплекс АТФ-актомиозин расщепляется на комплекс АДФ-актомиозин и фосфат, при этом выделяется энергия. Когда мышца расслабляется, в ней есть запас энергии и она может вновь сократиться. Первичными, но не прямыми источниками этой энергии являются гликолиз и дыхание, непосредственным источником энергии мышечного сокращения является АТФ. При расщеплении гликогена образуется АТФ, необходимая для мышечного сокращения. Однако это расщепление не является достаточно быстрым, чтобы

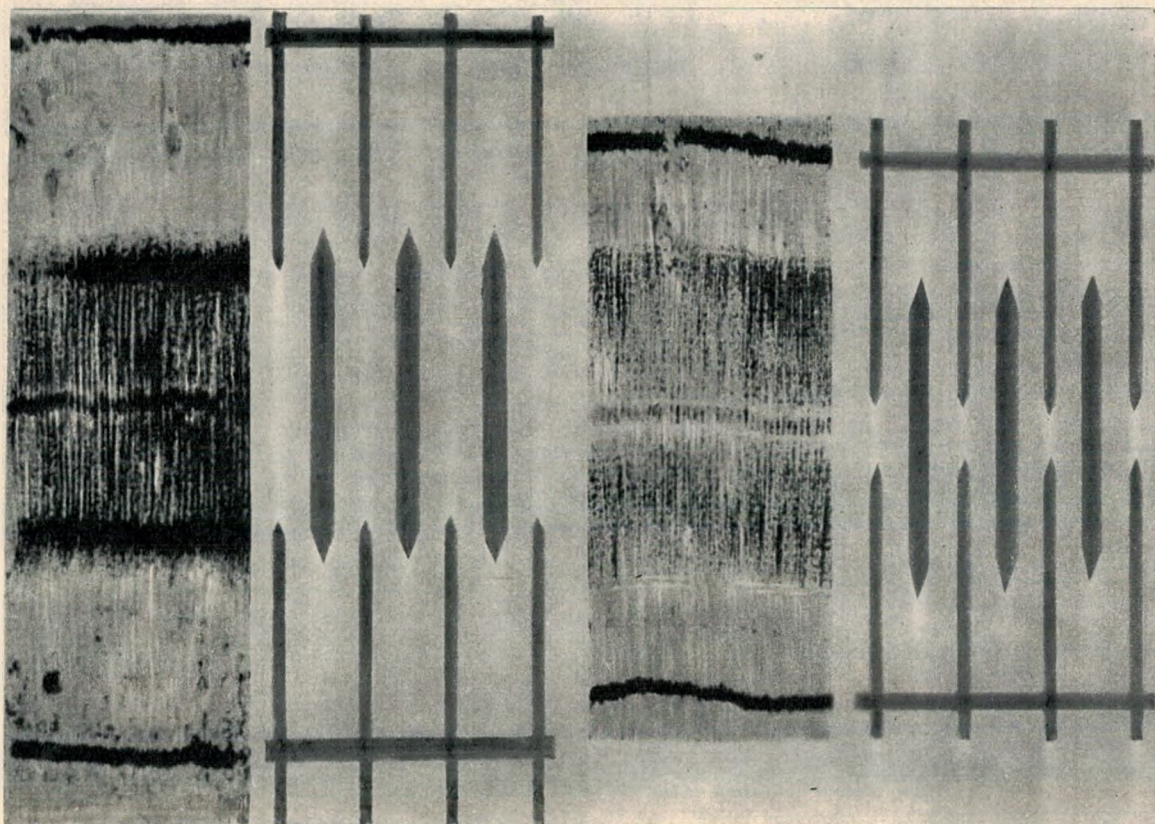
обеспечить нужное количество АТФ в период высокой мышечной активности. Следовательно, необходим и другой источник энергии. Здесь и проявляется роль другого соединения, находящегося в мышце, — креатинфосфата.

В период относительного покоя в результате расщепления гликогена в мышцах выделяется больше энергии, чем необходимо. Этот избыток энергии переносится с помощью АТФ на креатинфосфат, где, как и в АТФ, энергия запасается в богатых энергией фосфатных связях. Какими доказательствами можно подкрепить это утверждение?

В мышцах млекопитающих имеется в 20 раз больше креатинфосфата, чем АТФ, причем креатинфосфат имеется только в мышечных клетках. Когда для мышечной деятельности требуется поставлять энергию с большей скоростью, чем она может поступать при расщеплении гликогена, энергия с креатинфосфата переносится на АТФ и далее может

26—9. Электронные микрофотографии, служащие основой для гипотезы «скользящих нитей».

399





26—10. 1 — в расслабленной мышце запасена энергия, расходуемая при мышечном сокращении; 2 — при расходовании энергии изменяется актомиозиновый комплекс; 3 — богатые энергией фосфаты поставляют энергию сократившейся мышце и вызывают ее расслабление; 4 — креатинфосфат, запасной источник энергии, поставляет энергию для богатых энергией фосфатных связей АТФ.

400 быть использована для мышечного сокращения. Короче, креатинфосфат является резервным источником химической энергии для мышечной деятельности. Взаимосвязь между креатинфосфатом (КФ) и АТФ показана на рисунке 26—10.

● До сих пор не ясно, как сокращаются мышцы. Энергия, необходимая для сокращения, находится в молекуле АТФ. Большое количество энергии запасается в креатинфосфате. Процесс гликолиза поставляет энергию в периоды интенсивной физической нагрузки.

Биологическая тема

Регуляция и гомеостаз

Отдельные клетки, живущие в море, озере или пруду, весьма ограничены в своих ответных реакциях на изменения среды. Однако они могут отвечать на незначительные изменения условий и поддерживать свою жизнь при наличии таких изменений. Такие ответные реакции указывают на определенную степень контроля над процессами, происходящими в клетке.

Эволюция многоклеточных организмов сопровождалась эволюцией контролирующих механизмов, обеспечивающих координацию деятельности всех клеток организма. С появлением такого координирующего действия у организмов появилась способность поддерживать свое существование при более значительных изменениях среды. Эти механизмы — одно из средств поддержания стабильной внутренней среды организма при значительных изменениях внешней среды.

♦ Проверьте себя

1. Как стимулируются поперечнополосатые мышцы? 2. Необходимы ли нервы для деятельности поперечнополосатых мышц? 3. Опишите источники энергии для мышечного сокращения. 4. Какого типа белок найден в мышечных фибриллах? 5. Как мышечный белок реагирует с АТФ? 6. Как образуется молочная кислота? 7. Какова функция креатинфосфата в мышечных клетках? 8. На каких доказательствах основана гипотеза «скользящих нитей»? Являются ли эти доказательства окончательными?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Скелет выполняет в организме опорную и защитную функции, мышцы — опорную и двигательную функции. В процессе эволюции образовались два основных типа мышц — гладкие и поперечнополосатые.

Существует несколько гипотез, пытающихся объяснить, как работают мышцы. Тем не менее у нас нет полного понимания молекулярных основ сокращения. АТФ поставляет энергию для мышечного сокращения. Креатинфосфат запасает энергию для АТФ. Гликолиз является тем процессом, который некоторое время может поставляет энергию для мышечного сокращения в условиях недостатка кислорода.

Благодаря совокупному действию химических регуляторов, нервов, мышц и скелета становится возможным приспособление животного к изменениям внутренней и внешней среды.

Внутренняя среда должна обладать некоторой приспособленностью, т. е. способностью временно изменяться и вновь возвращаться к оптимальным условиям. Эту приспособленность мы можем наблюдать и у самих себя. В случае необходимости мы можем напрячь свои силы. Вследствие этого сердце забьется быстрее, дыхание станет учащенным, возрастет тканевое дыхание, увеличится скорость многих других процессов. Когда напряжение прекратится и наступит отдых, вся система начнет работать так, чтобы восстановить ранее существовавшие оптимальные условия. Прямые наблюдения показывают, что человек может приспособливаться к требованиям среды путем временного нарушения оптимальных условий в организме. Когда исчезают эти требования, организм восстанавливает исходные оптимальные условия внутренней среды. Однако как контролируется и координируется это сложное поведение? Это обширная проблема, которую давно изучают биологи. Многие решения уже достигнуты, и некоторые из них обсуждаются в этой книге. Дальнейшие исследования приведут к совершенствованию того, что известно сегодня.



Плетение сети пауком — один из примеров сложного поведения организма.

402

*

Сложный организм и его поведение

К настоящему моменту у вас уже сложилось представление о сложности организмов, состоящих из миллионов клеток. Такие организмы состоят из многих различных частей и выполняют разнообразные функции. Все части организма и его функции должны быть координированы. Проблемы, возникающие перед этими миллионами клеток, входящих в организм, сходны с теми проблемами, которые стоят перед миллионами людей, живущих вместе в одном городе. Чтобы жизнь в городе была удобна и эффективна, его граждане должны кооперироваться. Для того чтобы эффективно действовал многоклеточный организм, его клетки, ткани и органы должны быть взаимосвязаны и координированы. «Успех» организма зависит от того, насколько хорошо он организован и координирован.

Как вы видели в предыдущих главах, части многоклеточного организма объединены с помощью множества различных механизмов, посредством гормонального и нервного контроля. Благодаря этой регуляции животное или растение функционирует как единый организм, а не как миллионы отдельных клеток. В этой главе будут рассмотрены некоторые виды активности сложного единого организма.

Биология поведения

27—1. Поведение — совокупность действий организма. Выживание организмов зависит от их способности разрешать проблемы отношений с внешней средой. В течение всей жизни организм сталкивается с рядом изменений среды. В настоящее время внешние условия определяются такими постоянно действующими факторами, как температура, свет и сила тяжести плюс все те условия, которые возникли в результате эволюции миллионов различных видов организмов. Помимо физических факторов, внешняя среда организма прямо или косвенно включает всех животных и все растения.

Как ведет себя организм при изменении внешних условий? Как реагирует чувствительное растение мимоза на прикосновение? Как реагирует растение, если внезапно уменьшается количество света, получаемое им за день? А если оно будет освещаться только красным светом вместо белого, представляющего сумму световых лучей разной длины волны? Как будет реагировать животное, если оно встретит другое животное своего вида? Будет ли реакция при встрече с самцом отличаться от реакции при встрече с самкой? Будет ли реакция растений и животных, принадлежащих к одной группе, отличаться от реакции одиночного растения или животного? Могут ли животные «обучаться» в результате предшествующего опыта? Рождаются ли животные с уже установившимися типами ответных реакций, или они возникают в процессе жизнедеятельности? Способны ли «обучаться» простейшие и есть ли у них определенные типы поведения?

Все эти вопросы исследуют биологи, изучающие поведение. **Поведение** можно определить как совокупность всех действий организма. Поведенческие реакции часто становятся более очевидными, если внешние условия подвергаются изменениям. Поведенческие реакции на эти изменения могут включать каждую часть и каждую функцию организма, т. е. весь организм. Например, если животное испугается при встрече с другим животным, в его ответной реакции участвуют нервная система, дыхательная, мышечная, кровеносная, пищеварительная и другие системы. Это и

есть та суммарная ответная реакция организма, которую мы называем поведением.

Поведение организма определяет его приспособленность к жизни в определенных условиях. Если организм не способен вести себя так, чтобы обеспечить себе продолжительную жизнь и возможность размножения, этот индивидуум умирает, оставляя, по всей вероятности, меньше потомков, чем организм с более подходящим в данных условиях типом поведения.

Число потомков определяет существование вида в целом. Поэтому именно поведение отдельных членов вида определяет избирательный прогресс видов в эволюции. Те организмы, которые ведут себя «хорошо», выживают, а те, которые ведут себя не соответственно условиям, погибают. Населяющие Землю в настоящее время растения и животные выжили при всех изменениях среды, их предки при переменах среды обладали способностью к приспособлению. Рассмотрим некоторые примеры приспособительных ответных реакций организмов на различные факторы среды.

27—2. Поведение у одноклеточных организмов. Представьте себе инфузорий. Может ли у такого простого одноклеточного организма проявляться поведение? Может ли этот организм чему-либо научиться, решать какие-то проблемы? Рассмотрим несколько экспериментов, и тогда, вероятно, вы сами сможете ответить на эти вопросы.

Хотя простейшие и являются, как явствует из названия, самыми простыми живыми организмами, однако часто они не так уж просты. Грაციозные плавательные движения инфузорий осуществляются благодаря координированным биениям ресничек. Эта координация контролируется, по-видимому, нервной сетью, состоящей из тонких нейрофибрилл (см. рис. 25—1).

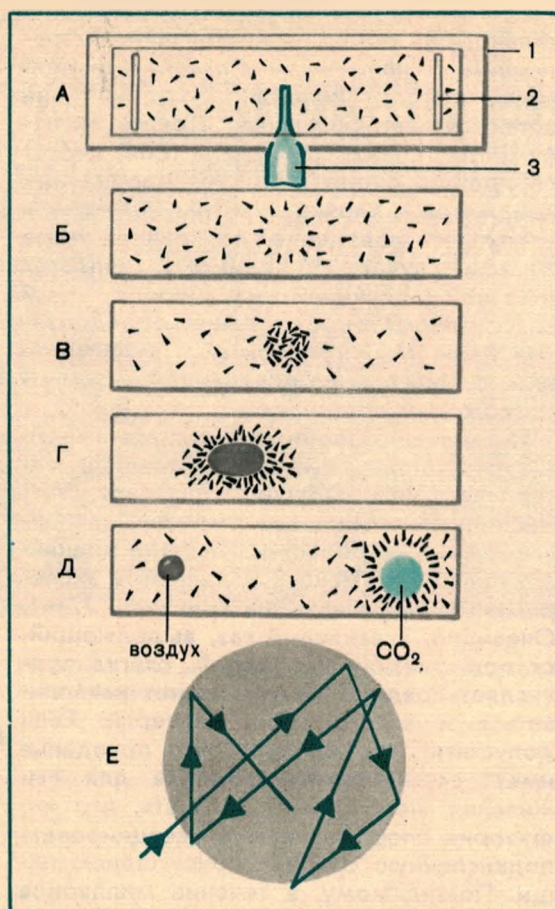
Обычно инфузории плавают, поглощая случайно попадающиеся частички пищи. Они питаются, загоняя ресничками, расположенными около ротового отверстия, бактерий и другие частички пищи в свои пищевые вакуоли. Если группу инфузорий поместить в каплю воды, они вскоре соберутся вместе вокруг какой-нибудь колонии бактерий, находящейся в этой

капле, и будут ими питаться. Следовательно, они питаются не случайно встретившимися частичками. По каким-то причинам около колонии бактерий они остаются неподвижными. Другие эксперименты показывают, что они могут собираться около самых разнообразных предметов — клочка полотна, шерсти и хлопка. Их поведение, по крайней мере в этом случае, по-видимому, является ответной реакцией на определенный класс предметов и не имеет определенной цели. Мы познакомимся в дальнейшем с такого рода поведением и у многоклеточных организмов.

Иногда инфузории собираются вместе и в отсутствие комочка какого-либо материала. Чем можно объяснить это? Эксперименты показали, что они скапливаются вблизи областей со слегка подкисленной средой. Некоторые из этих экспериментов показаны на рисунке 27—1. Очевидно, углекислый газ, выделяющийся при дыхании парамеций, слегка подкисляет среду. Этот газ может накапливаться и при дыхании бактерий. Если допустить, что каждый тип поведения имеет определенное значение для выживания, необходимо признать, что инфузории способны как-то ассоциировать подкисленную среду с присутствием пищи. По-видимому, в течение миллионов лет эволюции инфузории, направлявшиеся к участкам с подкисленной средой, находили там бактерий, питались ими и могли размножаться. Инфузории, у которых отсутствовала такая поведенческая реакция, не могли столь же успешно выживать и оставлять потомство.

Описанный здесь тип поведения обычно объясняют с помощью простых химических или физических понятий. Его называют **стереотипным поведением**. Стереотип — это нечто постоянное, неизменное и малоиндивидуальное. Описанное поведение простейших не только стереотипно, оно является также врожденным, или наследуемым. Инфузории не обучаются тому, что кислая среда означает пищу. Их положительная реакция на кислую среду является врожденной.

27—3. Растения ведут себя стереотипно. Некоторые растения чрезвычайно чувствительны к изменениям освещенности и силы тяжести. Эти реакции растений называются **тропизмами**. Ответная реакция



27—1. Эксперименты по исследованию поведения инфузорий:

А. 1 — предметное стекло; 2 — стеклянная палочка, благодаря которой между предметным и покровным стеклами образуется свободное пространство; 3 — медицинская пипетка с тонким кончиком. Б. Инфузории разбегаются от капли 0,5%-ного раствора NaCl . В. Инфузории скапливаются у капли слабого раствора уксусной кислоты. Г. Инфузории плотным клубком окружают кусочек фильтровальной бумаги. Д. Клубок инфузорий вокруг пузырька CO_2 . Вокруг пузырька воздуха клубка нет. Е. Путь отдельной инфузории в капле кислоты.

на действие силы тяжести называется **геотропизмом**. Различные части растения по-разному отвечают на действие силы тяжести. Например, у проростков корешки обычно растут вниз, по направлению к центру Земли. Мы говорим, что корешок положительно геотропичен. Стебли проростков, наоборот, растут в направлении, противоположном направлению действия силы тяжести. Мы говорим, что стебель отрицательно геотропичен.

Термином «отрицательно геотропичен» определяется такое научное наблюдение: определенные части растения растут в направлении, противоположном действию силы тяжести. Однако описание научного наблюдения с помощью каких-то новых терминов—это лишь первая ступень в решении проблемы. Часто термин точно определяет сущность некоторых наблюдений. Однако он не объясняет их. Следующей важной задачей является найти объяснение сделанному наблюдению. Еще великий ученый Майкл Фарадей отмечал, что термины—это одно, а наука—другое. Таким образом, встает проблема, как мы можем объяснить геотропизм растений. В настоящее время описание такого поведения растений является гораздо более полным, чем его объяснение.

Если во время периода роста мы изменим положение проростка относительно направления силы тяжести, то сможем наблюдать интересные изменения. Если высаженное растение повернуть на бок, кончики стеблей начнут вновь расти вверх. Предположим, однако, что это положенное на бок растение помещено на поворотный круг так, что стебель и корешки подвергаются действию иной силы, помимо силы тяжести. Эта сила центробежная, т. е. направленная от центра к краю поворотного круга. В таких условиях обычной ответной реакции поворота корешков вниз, к земле, а стебля вверх не происходит. Корешки и стебли продолжают расти горизонтально.

Были проделаны многие тысячи экспериментов, чтобы исследовать действие изменений качества (длины волн) и количества (интенсивности) света на растения различных видов. Так как разные растения развивались в различных местах на Земле, можно ожидать, что они будут реагировать на такие изменения не одинаково. Именно это и было обнаружено: изменение источника света вызывает разнообразные реакции.

Многие растения изгибаются при росте по направлению к источнику света. Мы говорим, что они положительно фототропичны. Растения, стоящие на подоконнике, надо через каждые несколько дней поворачивать, чтобы они росли ровно (рис. 27—2). Другие растения (например, плющ обыкновенный) ведут

себя иначе и поворачиваются прочь от света. Есть и другие растения, которые поворачиваются к свету, когда его мало, и от света, когда его много. Например, листья на виноградных лозах расположены так, что каждый лист получает какую-то часть света, попадающего на растение. В лесу самые нижние листья растения могут располагаться так, чтобы наиболее эффективно поглощать те немногие лучи света, которые проникают вниз через верхние ярусы листьев.

Ученые пытаются объяснить поведение растений деятельностью гормонов и других химических веществ (см. главу 24). Они пришли к выводу, что это поведение может быть объяснено с помощью понятий химии и физики. Если бы это не было сделано, проблеме следовало бы считать неразрешимой тайной. А рассматривать поведение растений как необъяснимое явление равносильно приглашению ничего не делать для решения этой проблемы. В науке даже ограниченная гипотеза, не объясняющая всех фактов, лучше, чем отсутствие всяких гипотез.

Другой интересной поведенческой реакцией является способность некоторых растений реагировать на прикосновение. Например, если усики виноградной лозы коснутся твердого предмета, они реагируют на это, обвивая данный предмет. Таким образом, они могут виться по ограде или решетке.

Реакция на прикосновение более ярко проявляется у чувствительного растения *Mimosa pudica*. Как показано на рисунке 27—3, листья этого растения быстро сжимаются, если коснуться их или стебля. Такую же реакцию может вызвать внезапное изменение температуры. Эксперимент с мимозой позволяет предполагать, что в этой реакции участвуют

химические агенты. Биологическое значение реакции сворачивания листьев пока неизвестно. Однако мы предполагаем, что она способствует выживанию и полезна для растения.

В главе 22 уже было рассказано о венериной мухоловке (цв. табл. 29). Это растение ловит насекомых, сжимая свои большие листья вокруг любых маленьких предметов, коснувшихся их. Насекомое, попадая на лист, вызывает раздражение чувствительных волосков, находящихся на листьях, и в ответ происходит быстрое сжатие листа. Насекомое привлекают в венериной мухоловке листья, а не цветки, хотя она является цветковым растением (рис. 27—4). В этом случае отношения между насекомыми и растением не являются обоюдно полезными, как при опылении растений насекомыми.

Тычинки цветков барбариса чувствительны к прикосновениям и быстро наклоняются к пестику, когда к ним прикоснется насекомое. При этом насекомое оказывается осыпанным пылью из тычинок.

В тех местностях, где поступление воды в растения является малым, у растений часто вырабатывается ответная реакция: их корни оказываются способными расти в направлении источников воды. Следует весьма осторожно говорить о том, что растения, по-видимому, ищут воду. Было бы очень заманчиво объяснить поведение растений и животных таким образом, что они «пытаются делать то-то и то-то, чтобы выжить». Но, несомненно, такое объяснение является неудовлетворительным. Мы были бы виноваты в том, что приписываем растениям и животным сознательные мотивы поведения, основывающиеся на челове-

405

27—2. Этот кактус положительно фототропичен.

27—3. Реакция на прикосновение у мимозы: слева — лист до прикосновения, справа — после прикосновения.





406

27—4. Реакция на прикосновение у листьев венериной мухоловки приводит к поимке насекомого.

ческих мыслях и поступках. Такие объяснения называются антропоморфичными, буквально — аналогичными человеческому. Конечно, мы не должны приписывать животным и растениям понимание происходящего, свойственное человеку.

Какое же приемлемое объяснение можно дать этому наблюдению? Вероятно, корни растения растут быстрее и ветвятся шире в более влажной почве.

Еще один пример поведения растений — реакция некоторых из них на искусственное изменение длины светового дня. Это называется **фотопериодизмом**.

Было обнаружено, что некоторые растения требуют не менее 12 часов ежедневного освещения для того, чтобы цвести и давать семена. Это так называемые растения длинного дня. Другим видам растений необходим короткий фотопериод; они не будут цвести, если получат слишком много света за день. Это растения короткого дня. Имеются также некоторые растения, безразличные к длине дня.

Классификация растений на длиннодневные и короткодневные несколько упрощена, однако разные виды растений

при определенных условиях нуждаются в различных количествах света.

Ученые изучают механизм фотопериодизма, искусственно изменяя длину дня у растений. Например, пуанцетия образует цветочные почки при продолжительности дня 12 часов или меньше. Цветовод, желающий иметь цветы к Новому году, должен оставлять часть растений в темном помещении на полдня ежедневно начиная с ноября. Таким образом растения получают света достаточно для короткодневных растений и расцветают к празднику. Следует заметить, что красноватые образования на пуанцетии — это не цветочные лепестки, а верхние листья, ярко окрашивающиеся к тому времени, когда появляются гораздо меньшие по размеру цветочные почки.

● *Поведение одноклеточных организмов и растений является в основном стереотипным (не изменяющимся) и врожденным (наследуемым). Большинство ответных реакций можно рассматривать как реакции на химические вещества или физические воздействия или как результат деятельности гормонов.*

● Проверьте себя

1. Какие средства используют животные в качестве внутренних систем связи? 2. Что такое поведение? 3. Что такое адаптация? 4. Каково поведение инфузорий, двигающихся к капле слабой кислоты? 5. «Обучаются» ли инфузории? Решают ли они какие-либо проблемы? Объясните свои рассуждения. 6. Что такое стереотипное поведение? 7. Что такое врожденное поведение? 8. Что такое тропизм? Приведите примеры из жизни растений. 9. Какого рода эксперименты можно продемонстрировать для доказательства геотропичности растений? 10. Как влияет длина светового дня на цветение растений?

Поведение животных

27—4. **Различные типы поведения.** Животные в течение жизни передвигаются на большие расстояния и сталкиваются с разнообразными условиями среды; поэтому можно ожидать, что типы поведения у них будут более разнообразными и драматичными, чем у растений. Поведение животных — это та область биологии, которая очень интенсивно развивается в настоящее время. Как и в любой

науке, мы должны начать с тщательного описания наблюдений и объяснения этих наблюдений.

Следует четко различать наследственные формы поведения и приобретенные в течение жизни индивидуума. Простейшие, гидры, дождевые черви со слабо развитой нервной системой обнаруживают лишь врожденные поведенческие реакции, весьма стереотипные. Животные со сложной нервной системой способны и к поведению, включающему обучение, а у высших форм — и мышление. Поведение человека вырабатывается в основном в процессе обучения и является сознательным, оно лишь в относительно небольшой части врожденное. Мышление свойственно главным образом человеку, но в ограниченной степени оно присуще и приматам — обезьянам, особенно человекообразным.

27—5. Врожденное поведение у позвоночных. Врожденные ответные реакции у животных являются частью их эволюционного наследства. Простейшие поведенческие реакции низших животных форм сходны с реакциями растений на такие воздействия, как свет и сила тяжести. Ответные реакции такого типа наблюдаются и у высших форм. Рыбы, например, могут располагаться определенным образом по отношению к свету и направлению силы тяжести. Суммарная ответная реакция на оба эти воздействия определяет положение рыбы в воде. На цветной таблице 31 показано, что, если удалить органы равновесия, находящиеся в ухе рыбы, она будет ориентироваться только в соответствии с направлением света. Если свет будет идти снизу, то рыба будет плавать брюхом вверх, а спина ее будет обращена к свету. Если свет идет сбоку, рыба также повернется спиной к нему.

Некоторые очень простые врожденные ответные реакции называются **рефлекторным поведением**.

В главе 25 вы познакомились с нервными механизмами, осуществляющими рефлекторный ответ. Организм отвечает на определенные стимулы определенным образом. В общем безусловные рефлексы защищают организм от вредных воздействий факторов окружающей среды или способствуют его возвращению в нормальное состояние или положение.

Многие автоматические поведенческие реакции человека определяются реф-

лексами. Вспомните, например, что положение тела поддерживается благодаря постоянной регуливовке степени сокращения мышц в ответ на незначительные изменения условий. Соответствующая координация мышц при любом нормальном движении, например при подъеме по лестнице, также зависит от ряда рефлекторных актов, в которых участвуют мышцы, нервы и чувствительные рецепторы.

Наиболее удивительными из всех врожденных форм поведения являются так называемые инстинкты. Инстинктивному поведению животное не обучается, оно рождается с ним. Следовательно, инстинкты определяются генами животных. Иногда инстинкты оказываются более устойчивыми, чем многие из внешних особенностей (таких, как цвет, форма и т. д.). Обычно инстинктивное поведение является характерным для данного вида. Мы часто можем определить, к какому виду принадлежит животное, по его поведению, даже если обычные методы определения вида (по размерам, цвету, форме или строению) позволяют сомневаться в определении. Однако инстинкты не всегда остаются устойчивыми и неизменными, особенно у высших животных. Они изменяются в соответствии с требованиями момента.

Инстинктивное поведение многих животных можно наблюдать в природных условиях. Однако некоторых животных необходимо изучать в лаборатории, где их можно содержать в контролируемых условиях. Так, значительная часть сведений о млекопитающих и рыбах получена при лабораторных исследованиях.

Инстинктивное поведение часто зависит от внутреннего физиологического состояния животного. Например, брачное поведение у птиц и рыб зависит от уровня содержания определенных гормонов в организме. Количество гормонов в свою очередь может быть связано с такими внешними факторами, как продолжительность дня.

Множество видов рыб и птиц мигрирует на огромные расстояния с высокой точностью. Эти миграции являются результатом сложной серии взаимодействий между внутренними и внешними факторами.

Одной из рыб, у которой хорошо изучено поведение при размножении, яв-

ляется самец трехиглой колюшки (табл. 32). В соответствующее время года эта рыбка, стимулируемая, по-видимому, гормонами размножения, мигрирует в теплую, мелкую, чистую воду и выбирает участок для размножения — территорию. Здесь самец строит гнездо, защищает свою территорию от других самцов и пытается привлечь самок. Он привлекает их «танцем» и красной окраской брюшка. Привлеченную самку он ведет к гнезду, где она откладывает икру, а он ее оплодотворяет. Затем он заботится об икринках, гонит на них плавниками свежую воду, насыщенную кислородом, необходимым для развивающихся эмбрионов.

Эксперименты показали, что некоторые поведенческие реакции самца колюшки возникают в ответ на специфические стимулы. Если ввести на территорию самца искусственную модель с красным брюшком, даже если она по форме и совсем не похожа на рыбку, она вызывает у самца типичную защитную реакцию. С другой стороны, если модель самца даже очень похожа на колюшку, но лишена красного цвета на брюшке, у самца защитной реакции не возникает (рис. 27—5).

Другой пример того, как специфический раздражитель вызывает инстинктивную реакцию, можно наблюдать у чайки.

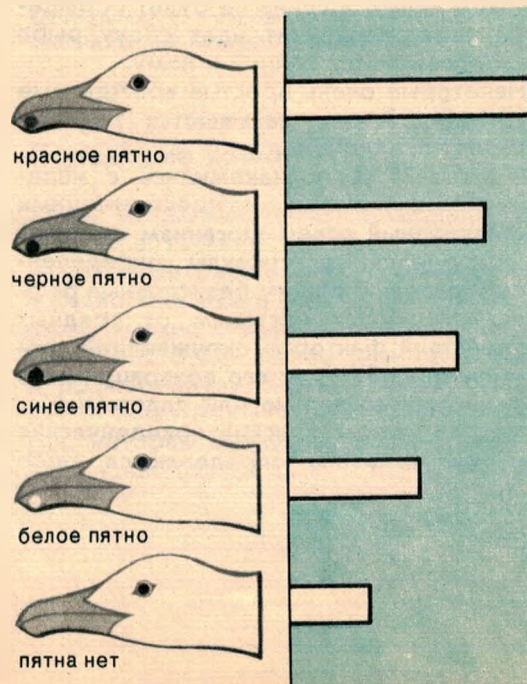
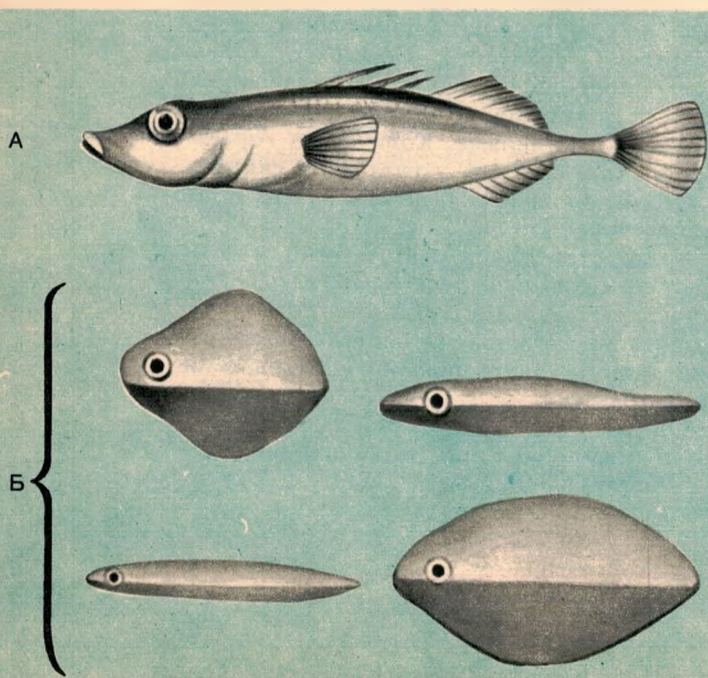
27—5. Искусственные рыбки, используемые в экспериментах по изучению поведения самца колюшки: А — рыбка, похожая на колюшку, но без красного брюшка; Б — модели, непохожие на колюшку, но с красным брюшком.

Птенцы чайки, находящиеся в гнезде, могут выпрашивать пищу у модели головы чайки, но сила этой реакции зависит от формы клюва и наличия цветного пятна, соответствующих форме и пятну настоящей чайки. Наиболее отчетлива реакция на красное пятно. Если пятна нет совсем, реакция очень слаба. На рисунке 27—6 показана относительная сила реакции птенцов чайки при различном цвете пятна на клюве модели.

Инстинктивное поведение, хотя оно и является врожденным и характерным для определенного вида, конечно, не является четко определенным. Природа внешних стимулов, а также внутреннее физиологическое состояние животного влияют на характер и силу ответной реакции. Можно предположить, что определенные типы ответа являются более частными, потому что имеют большее эволюционное значение для вида.

27—6. Условные рефлексy и обучение. У животных с хорошо развитой нервной системой могут возникать в результате обучения особые формы поведения. Поведение, основанное на обучении, отличается от врожденного тем, что у животного в данной ситуации возникают новые реакции, и они сохраняются в течение длительного периода времени. Было поставлено множество экспериментов, чтобы выяснить, способны ли к обучению простейшие. Однако ни в одном из экспериментов не было четко показа-

27—6. Относительная сила ответной реакции (показана на диаграмме справа) птенцов чайки при различном цвете пятна на клюве модели головы чайки.

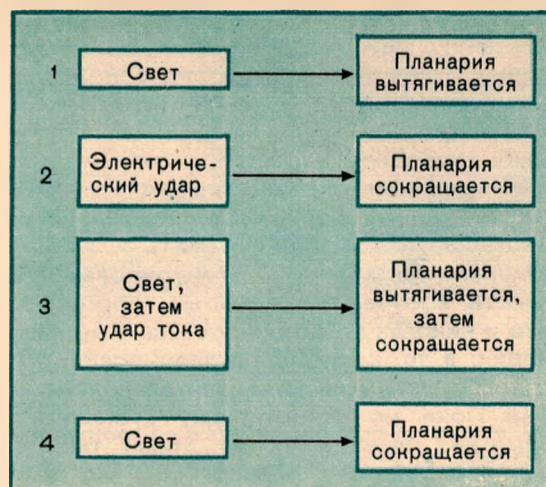


но, что простейшие способны обучаться. Небольшая часть экспериментов может быть, однако, истолкована различно и позволяет некоторым биологам утверждать, что обучение простейших в некоторой степени происходит. Было бы удивительно, если бы животные, способные и не способные к обучению, были резко разделены. Вместо этого можно предсказать, что имеется целый спектр возможностей — от врожденного поведения до высших форм поведения, связанных с мышлением.

Иногда даже у позвоночных трудно определить, происходит ли в действительности обучение. Например, научается ли саламандра плавать или она начинает плавать спонтанно, как только достигает определенного возраста и уровня развития? Был поставлен эксперимент с целью ответить на этот вопрос. Группа саламандр была анестезирована в возрасте, непосредственно предшествующем тому, в котором обычно появляются плавательные движения. Контрольная группа развивалась до тех пор, пока саламандры не начали плавать. Когда анестезированные саламандры были пробуждены, они немедленно стали плавать нормально. Эти эксперименты показывают, что плавательные движения саламандр являются результатом нормального развития. По-видимому, обучение не является необходимым для того, чтобы они стали плавать.

Одним из наиболее хорошо изученных типов приобретения навыков является выработка условного рефлекса. В разделе 25—9 главы 25 вы прочитали, что условный рефлекс включает замену одного стимула другим. Итак, пусть стимул **A** вызывает ответ **B**. Если добиться, чтобы стимул **C** вызывал ответ **B**, то тем самым один стимул будет заменен другим и образуется условный рефлекс.

Экспериментаторы пытались выработать условные рефлексы у животных, принадлежащих к различным типам. Интересные эксперименты были проведены на планариях. В начале 50-х годов Роберт Томсон и Джеймс Мак-Коннел, работающие в Техасском университете, добились выработки условного рефлекса у планарий. Сначала они освещали планарий сильным светом. Спустя несколько секунд они наносили электрический удар средней силы. Обычно планарии под



27—7. Условный рефлекс у планарий.

действием освещения растягиваются. Нормальным ответом на удар тока является сокращение или изгибание головы. Две последовательные операции — свет, а затем удар тока — повторяли около 100 раз. Вскоре ответная реакция на действие одного только света была такой же, как будто за светом следовал удар тока. Это проиллюстрировано на рисунке 27—7. «Тренированная» планария отвечает на включение света, как на удар тока, 23—25 раз. Вскоре она «забывает» этот рефлекс, если его не подкреплять периодически.

В следующих экспериментах планарии с выработанным условным рефлексом были разрезаны надвое. Затем каждой половинке давали вырасти — у хвоста выросла голова, у головы — хвост. У выросших планарий стали вырабатывать условный рефлекс на сочетание света с ударом тока. Было найдено, что планарии обоих типов (и выросшие из хвостовой части, и выросшие из головы) обучаются быстрее, чем планарии, взятые для опыта впервые. По-видимому, у этих регенерировавших планарий есть какое-то хранилище памяти, причем как у тех, что регенерировали из хвостовой части тела, так и у тех, что регенерировали из головной части. На рисунке 14—3 проиллюстрированы некоторые эксперименты по регенерации планарий.

Полученные результаты вызвали постановку новых экспериментов. Были приняты во внимание также предыдущие эксперименты на кроликах. В этих опы-

тах было показано, что РНК, вероятно, связана с памятью. Планарии были «натренированы», разрезаны надвое, и им, как и раньше, дали возможность регенерировать. Однако на этот раз регенерацию проводили в растворе рибонуклеазы (фермента, расщепляющего РНК). Когда у регенерировавших планарий вновь начинали вырабатывать условный рефлекс, те, которые регенерировали из хвоста, «обучались» с той же скоростью, что и никогда не «тренировавшиеся» планарии, а те, которые регенерировали из головы, «обучались» значительно быстрее. Пока не ясно, почему существует заметная разница между этими типами регенерировавших планарий.

Второй эксперимент, давший очень важные результаты, был задуман как исследование влияния особого типа каннибализма на хранение памяти. «Тренированных» планарий разрезали на мелкие кусочки. Этими кусочками кормили «нетренированных» планарий. Контрольная группа состояла из планарий, которых кормили «нетренированными» планариями. Планарии, которых кормили кусочками «тренированных» планарий, обучались быстрее, чем контрольная группа этих животных.

При обсуждении экспериментов, проведенных на планариях, возникают такие вопросы: является ли способность к обучению более распространенной, чем это полагали раньше? Являются ли нуклеиновые кислоты, особенно РНК, материальной основой хранения памяти?

27—8. Эксперимент по исследованию импринтинга.

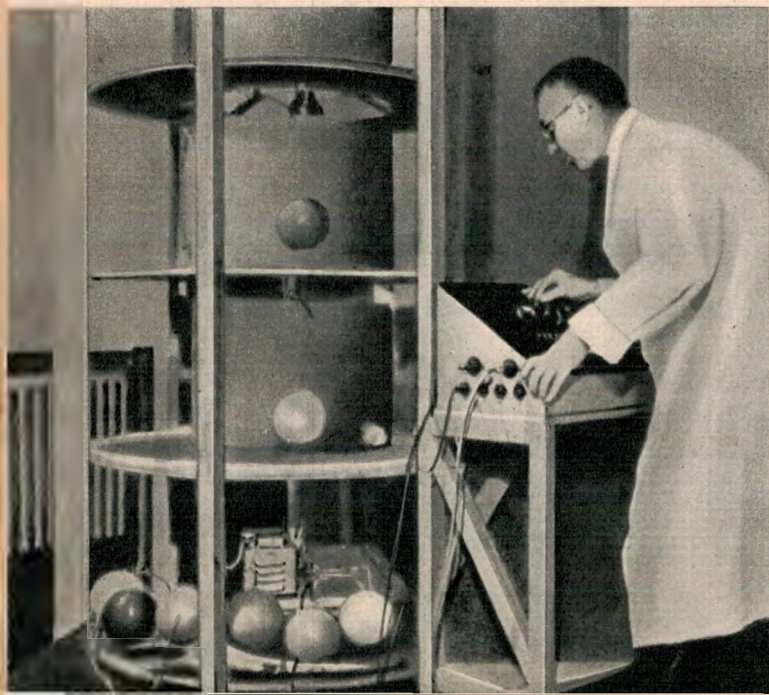
Эти вопросы пока еще изучаются, и наша интерпретация экспериментов с планариями может измениться при дальнейших успешных исследованиях.

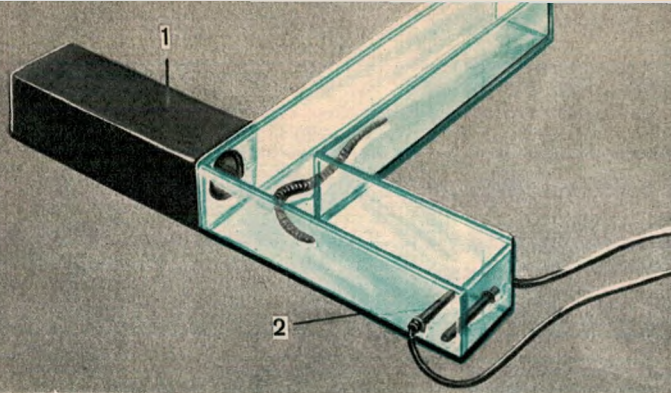
27—7. Импринтинг (запечатление) и эксперименты с лабиринтами. Большинство из вас, вероятно, убеждено, что птенцам не надо учиться следовать за матерью. Однако, если человек присядет на корточки перед совсем молодым утенком, вылупившимся в отсутствие матери, и пойдет переваливаясь и все время побрякивая, утенок пойдет за ним. Если после этого утенку будет представлена возможность следовать за собственной матерью, он пойдет все равно за человеком. По-видимому, утенку придется учиться ходить за тем, кого он считает своей матерью. Такая форма обучения называется **импринтингом** (запечатлением, оттиском).

На рисунке 27—8 показан эксперимент по исследованию импринтинга. При дальнейшем исследовании этой формы обучения было найдено, что утенка можно научить ходить за большим окрашенным ящиком с тикающими внутри часами, если этот ящик будет первым предметом, который увидит утенок. Если окрашенный ящик тащить за веревку, то утенок пойдет за ним, предпочитая его собственной матери.

Импринтинг — необычная форма обучения. Эксперименты определенно показывают, что привязанность утенка к матери не является инстинктивной — она возникает немедленно после его вылупления в результате первой встречи (импринтинга) с движущимся предметом. Так как мать в подавляющем большинстве случаев является первым предметом, с которым встречается утенок, этот механизм обычно работает правильно.

В течение многих лет использование лабиринтов было излюбленным методом исследования способности животного к обучению. Лабиринт представляет собой совокупность извилистых ходов, в которых животное должно делать выбор между различными путями. Если животное несколько раз правильно выберет путь, оно будет вознаграждено пищей. Если оно сделает серию неправильных поворотов в лабиринте, оно будет наказано, например с помощью небольшого удара током. При многократном помещении животного в лабиринт оно может





27—9. Дождевой червь в Т-образном лабиринте: 1 — темное влажное помещение; 2 — электрический удар.

научиться делать такие повороты, которые приводят к вознаграждению, а не наказанию.

Простейшим типом лабиринта является Т-образный лабиринт, где можно сделать выбор лишь один раз. Даже плоские и дождевые черви могут научиться правильно выбирать поворот в лабиринте (рис. 27—9). Например, дождевым червям предоставляется выбор между темной влажной камерой и другой камерой, где они получают слабый электрический удар. Дождевым червям надо проделывать путешествие по лабиринту около 200 раз, чтобы научиться делать правильный поворот. После того как дождевой червь научится этому, он правильно поворачивает в 90% случаев. Если он не обучен, имеется приблизительно равная вероятность поворота как направо, так и налево. Множество видов насекомых быстро обучаются двигаться по лабиринту, но и среди насекомых способность к обучению различна. Например, муравьи — лучшие «ученики», чем тараканы.

27—8. Мышление — характерное свойство человека и некоторых приматов. Высшей формой поведения, связанной с обучением и присущей в особенности человеку, является мышление. Мышление позволяет решать сложные проблемы, не прибегая к методу проб и ошибок, используемому при обучении с помощью лабиринтов. Способность к мышлению можно изучать с помощью «проблемы обходного пути». При такой постановке эксперимента животное должно, следуя непрямым, обходным путем, получить желаемый предмет, обычно пищу. Животное должно двигаться от пищи, чтобы достичь ее (рис. 27—10). В экспериментах такого рода важно рассмотреть следующий вопрос: решает ли



27—10. Енот и «проблема обходного пути».

животное двигаться обходным путем во время первых же попыток или для решения задачи используется метод проб и ошибок?

Среди многих животных, использованных в этих экспериментах, лишь обезьяны оказались способными решить задачу без многочисленных проб и ошибок. Крысы, собаки и еноты вскоре научались пользоваться обходным путем, но они не были способны разумно выбрать путь для решения задачи, когда сталкивались с проблемой впервые. Шимпанзе и другие обезьяны обнаружили способность решать более сложные проблемы.

В ныне уже классическом эксперименте по выяснению способности шимпанзе к мышлению банан подвешивался так, что обезьяна не могла его достать. Сколько бы обезьяна ни прыгала, она не могла достать банан. Затем в клетку помещали несколько ящиков. Если правильно поставить их друг на друга, можно было достать банан. На рисунке 27—11 показано, как шимпанзе решил эту проблему.

В любом эксперименте по обучению с человеком или другими приматами не всегда легко разобраться, как была решена проблема — с помощью мышления или на основании опыта. Поиски ответов на эти вопросы находятся в центре внимания ученых, занимающихся исследованием поведения. Одним из важных этапов исследования является изучение того, как обучается человек или животное.

Человек способен к мышлению в несравненно большей степени, чем другие приматы. Он может научиться использовать символы, например буквы и цифры, в довольно раннем возрасте. Эти средства связи сделали возможным накопление человечеством знаний и развитие

цивилизации. Ответные реакции человека на буквы и цифры являются одной из форм поведения, возникающего в результате обучения. Это ясно уже из того, что ни один ребенок не рождается умеющим читать. Его надо научить чтению, письму и арифметике. Врожденной является лишь способность к обучению. Когда ребенок освоит все эти предметы, он сможет далее использовать свои выдающиеся умственные способности. Способность мыслить — одна из самых замечательных особенностей человека — является также и одной из наименее изученных.

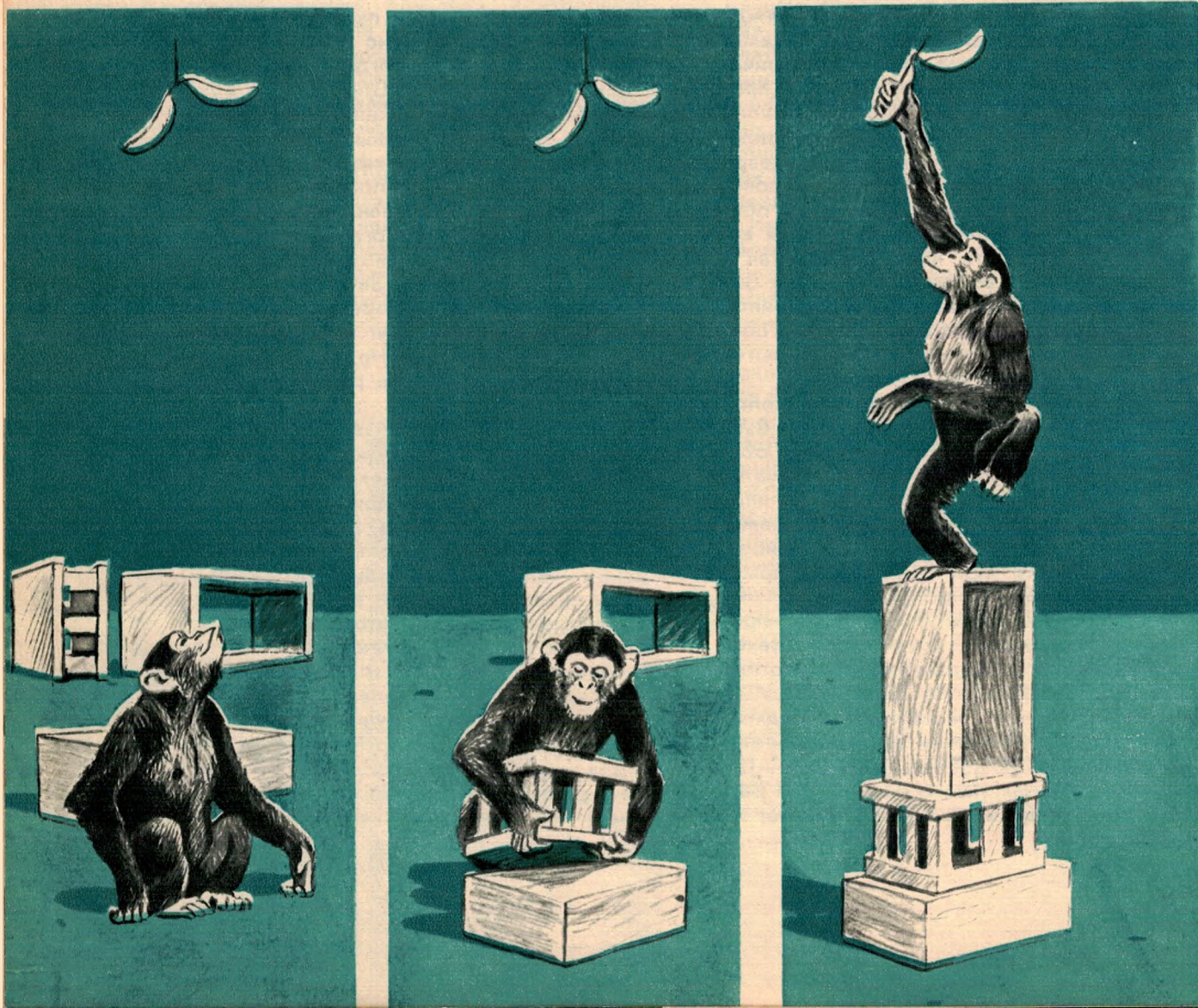
27—9. Поведение и адаптация. Можно было бы спросить: имеется ли связь между поведением и эволюцией многоклеточных организмов? Ранее поведение было определено как совокупность дей-

ствий организма. Чтобы организм выжил, он должен выработать определенные ответные реакции на воздействия среды.

Чтобы вид выжил, его индивидуумы должны вести себя таким образом, чтобы добыть пищу, избежать хищников, дать потомство и обеспечить его выживание. Представители вида, ведущие себя соответствующим образом, обеспечивают выживание вида. В этом смысле каждый ныне живущий вид приспособился к условиям, в которых он живет, т. е. адаптировался.

В разные периоды своей жизни организм сталкивается с различными проблемами. Весь жизненный цикл организма — материал для эволюционного отбора. В процессе эволюции не может быть отобрана какая-либо отдельная стадия жизненного цикла организма. Иными

27—11. Тактика шимпанзе, выбранная для того, чтобы достать банан, свидетельствует о наличии способности к мышлению.





27—12. Этим млекопитающим свойственны интересные формы поведения. Ёнот моет свою пищу, прежде чем есть. Бобер искусно строит плотины. Крот имеет определенные особенности в строении тела и поведении, необходимые для жизни под землей.

словами, помимо окраски, физиологии, устойчивости к болезням и т. д., общее поведение организма весьма важно для того, чтобы в конце концов он выжил.

Все знания, полученные вами об организмах, начинают теперь становиться по местам. Вы можете обдумать, хорошо ли устроены животные и растения и правильно ли они функционируют, оценивая это с помощью одного из важнейших критериев успеха организма в борьбе за существование — его адаптации. Хорошо адаптировавшиеся организмы выживают, тем самым обеспечивая существование данного вида. Они могут дать также начало новому виду. Плохо приспособленные организмы не всегда выживают, и постепенно вид, к которому они принадлежат, вымирает.

Многие виды существуют миллионы лет и могут успешно жить, пока не возникнут какие-то новые условия среды. Если эти новые условия достаточно суровы, вид может вымереть. Так, динозавры процветали миллионы лет в мезозойскую эру, а затем внезапно вымерли (внезапно, конечно, в геологическом масштабе времени).

Было ли вымирание динозавров связано с какими-то дефектами в их физиологии? Или ограниченность присущих им форм поведения привела к положению, из которого не было выхода? Рассматривая проблемы естественного отбора, биологи должны учитывать и особенности поведения наряду с особенностями строения (рис. 27—12).

В основе поведенческих реакций вида лежит его генотип (раздел 17—7). В этом смысле каждый вид обладает наследственно обусловленным соответст-

вием поведения тому образу жизни, который он ведет. Другими словами, вид и в этом отношении генетически адаптирован к условиям своего существования. Если биолог утверждает, что существует взаимосвязь между структурой и функцией, он подразумевает, что гены структурной адаптации и гены поведенческой адаптации должны наследоваться вместе. Присущая пауку структурная и физиологическая способность выделять белок, образующий нити паутины, была бы бесполезной, если бы в его поведении не было такой особенности, как способность плести сеть. Только человек и животные немногих других видов могут в течение жизни приспособиться к резким изменениям среды. Способность человека к мышлению и адаптивное поведение обеспечили ему ведущую роль в мире живой природы.

413

● Обнаружение условных рефлексов у планарий заставило биологов заинтересоваться, нельзя ли этот тип обучения обнаружить у еще более низкоорганизованных животных. Тот факт, что условный рефлекс как будто сохраняется у разрезанных надвое планарий, может послужить ключом к природе памяти. Тип обучения, названный запечатлением (импринтингом), характерен для некоторых животных, особенно птиц. Многие низшие животные, такие, как кольчатые и плоские черви, научаются проходить через экспериментальный лабиринт, если подбираются соответствующие условия для поощрения и наказания. Мышление, лучшее всего развитое у человека, существует, по-видимому, на очень примитивном уров-

не и у других приматов. Чтобы организм выжил, поведенческая адаптация и физиологическая адаптация должны быть связаны. Оба типа адаптации имеют эволюционное значение.

● Проверьте себя

1. Чем врожденное поведение отличается от поведения, приобретенного в процессе обучения? 2. Каково отличие между условным раздражителем и нормальным раздражителем? 3. Какой тип поведения определяет выживание человека? Объясните. 4. Что такое мышление? 5. Чем отличается рефлекторное поведение от других видов врожденного поведения? 6. К какого рода врожденному поведению относятся инстинкты? Каково их эволюционное значение? 7. Что такое обучение?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Поведением называют совокупность действий организма, наиболее общие проявления его жизнедеятельности. Многоклеточный организм — это нечто большее, чем конгломерат миллионов клеток, это некая функциональная единица, организм. Реакции целостного организма в ответ на воздействия среды и есть поведение.

Поведение одноклеточного организма (например, инфузории) стереотипно и врожденно. Такой тип поведения может быть описан как совокупность простых ответных реакций на физические и химические раздражители.

Тропизмы растений — проявление весьма ограниченного активного поведения у растений. Тропизмы по отношению к действию света, силы тяжести, воды и химических веществ, вероятно, также имеют простое физико-химическое объяснение. Поведение растений несложно, хотя мимоза и венерина мухоловка способны и к более сложным ответным реакциям, несвойственным обычно растениям.

У животных благодаря более быстрым движениям обнаруживаются более интересные и разнообразные типы поведения. Некоторые из них, например реакция рыбы на свет, связаны с определенными органами. Беспозвоночным обычно свойственно инстинктивное и рефлекторное поведение. Инстинкты играют особенно важную роль в поведении насекомых.

Эксперименты с колюшками и чайкой свидетельствуют, что некоторые инстинкты очень сильны. Эксперименты с плоскими червями (планариями) привели многих биологов к предположению, что обучение является более распространенным, чем думали раньше. Эти эксперименты указывают также, что РНК может играть важную роль в хранении памяти.

Эксперименты по изучению запечатления (импринтинга) показывают, что утенок послушно идет за первым увиденным им движущимся предметом, издающим звуки, и в этом случае он предпочитает этот посторонний предмет настоящей матери. Тщательно спланированные эксперименты с лабиринтами показали, что некоторые низшие организмы (кольчатые и плоские черви) способны научиться проходить через лабиринт, если для них подобрать соответствующие поощрение и наказание.

Мышление — характерное свойство человека, но в некоторой степени оно присуще и другим приматам. Другие млекопитающие и позвоночные практически не способны к мышлению, а возникающие проблемы они решают, используя метод проб и ошибок.

Адаптация поведения животных важна для естественного отбора. Те типы поведения, которые выгодны организму, способствуют его выживанию. Следовательно, оценивая общую приспособленность организма к условиям среды, надо учитывать как структурную адаптацию, так и адаптацию поведения.



Общество розоватых колпиц и американских белых цапель является частью этого водно-сухотного сообщества.

ЧАСТЬ ВОСЬМАЯ

ВЫСШИЕ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ

Многие философы и ученые представляли мир организованным в виде цепи, состоящей из звеньев возрастающей сложности. Эта последовательность начинается с элементарных частиц, из которых состоит атом, идет к молекулам и клеткам и распространяется до сложных групп индивидуумов. Действительно, как отдельный индивидуум можно считать сообществом многих отдельных клеток, так и популяцию вида можно рассматривать как объединение индивидуумов. Популяции особей одного вида в свою очередь представляются как единицы более сложной системы — биоценоза. Эта постепенно усложняющаяся последовательность образует как бы мост между физическим и биологическим миром. Она образует также мост, помогающий человеку понять целое в соотношениях его частей.



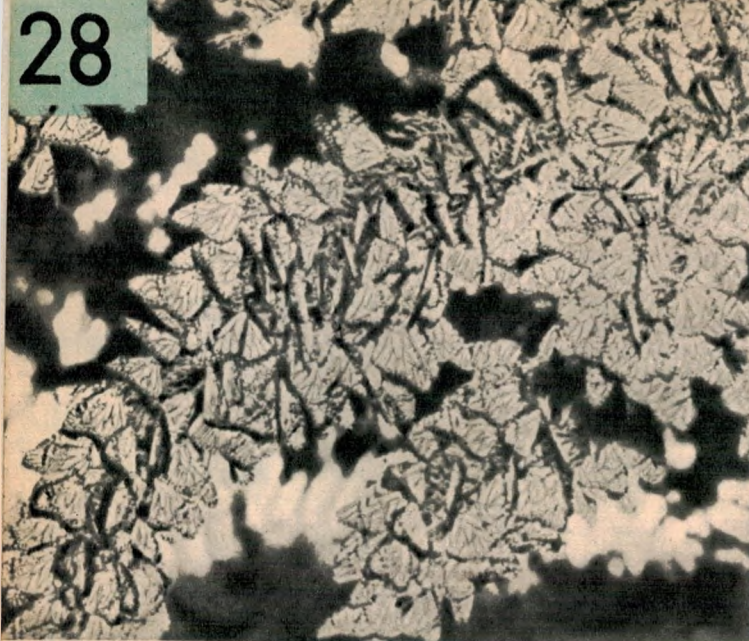
28



29



30



Рой бабочек-монархов на ветвях кипариса зимой.

*

416

Популяции

Изучая последовательно органические молекулы, клетки, а затем многоклеточные организмы, мы движемся от простейшего уровня организации жизни к более сложным. Каждый уровень имеет свои специфические черты строения и функции. Мы уже знаем, что каждый уровень организации представляет систему, которая поглощает энергию извне. На всех уровнях энергия используется для осуществления процессов жизнедеятельности, сохранения и воспроизведения жизни на данном уровне и приспособления к изменяющимся условиям среды. Каждый уровень представляет собой приспособленную систему, выжившую в борьбе за существование. Мы уже видели, что единицы одного уровня организации представляют части, из которых образуется следующий, более высокий уровень. Молекулы, объединяясь, образуют клетки, клетки образуют ткани и органы, ткани и органы образуют многоклеточный организм.

Рассматривая, таким образом, живые системы, мы сталкиваемся с фундаментальным вопросом: является ли многоклеточный организм высшей формой организации живого или многоклеточные организмы образуют биологическую систему еще большей сложности?

В этой главе мы познакомимся с некоторыми идеями, возникающими при исследовании этого вопроса.

Понятие популяции

28—1. Группы сходных индивидуумов. Рассматривая группу индивидуумов, принадлежащих к одному и тому же виду и живущих на определенной территории, вы тем самым формируете понятие **популяция**. Хорошо знакомые примеры имеются всюду: популяция людей какого-либо штата, популяция леопардовых лягушек в пруду, популяция одуванчиков на лужайке. Для биолога популяция — это биологическая единица, обладающая структурой и функцией.

Структура популяции определяется ее отдельными членами и тем, как они распределены в пространстве. Популяция имеет границу, за которую ее члены не выходят, так же как клетка имеет мембрану, которая удерживает молекулы клетки.

Функции популяции сходны с функциями других биологических единиц: популяция может расти, развиваться и поддерживать свое существование в изменяющихся условиях среды.

Популяция осуществляет свои функции, например рост, благодаря непрерывному процессу прибавления и убавления индивидуумов. Этот процесс обновления и замещения индивидуумов не изменяет популяцию как целое. Популяция, несмотря на все эти изменения индивидуумов, сохраняется как уникальная единица, так же как клетка или организм сохраняют свою индивидуальность, в то время как их части постепенно подвергаются изменениям.

Популяция регулирует свою численность и приспосабливается в некоторых пределах к изменяющимся условиям среды путем обновления и замещения индивидуумов. Индивидуумы появляются в популяции благодаря **рождению** и **иммиграции**. Индивидуумы исчезают из популяции благодаря **смерти** и **эмиграции**.

Если условия существования популяции являются стабильными, влияние факторов, способствующих увеличению и уменьшению популяции, может быть сбалансировано. При этом численность популяции поддерживается на некотором уровне, обеспечивающем выживание этой группы в данных условиях среды. Однако, если условия среды изменяются, эти две противоположно действующие группы факторов должны так регулиро-

вать размеры популяции, чтобы обеспечить выживание в изменившихся условиях.

Эти замечания показывают, что мы рассматриваем популяцию как биологическую единицу.

Теперь проследим вкратце развитие идей, которые привели нас к тому, что мы рассматриваем популяцию как следующую, более высокостоящую единицу среди различных форм организации жизненных процессов.

28—2. Идеи Платона о контроле внутри популяций. Понятие о популяции как о контролируемой и регулируемой единице возникло не в результате изучения популяций животных или растений. Действительно, группы животных и растений стали рассматриваться как популяции лишь относительно недавно. Понятие о популяции возникло в результате желания людей контролировать свою численность и организовать свое общество. Древнегреческий ученый Платон (приблизительно 428—328 гг. до н. э.) описал в сочинении «Законы» свои представления о том, как должно организовываться и развиваться общество (город-государство). Он приписывал ему многие черты, свойственные популяции и уже рассмотренные нами¹.

У нас нет необходимости касаться ни политической теории Платона, ни обычаев и цивилизации древних греков. Установить справедливость идей Платона можно на уровне политических наук, но не на уровне биологических. Нас интересует лишь происхождение теории популяций, а в трудах Платона мы видим зарождение одной из таких теорий.

Взгляды Платона являются лишь смелым предположением, а не научной истиной. В них отсутствует необходимое для науки подтверждение идеи наблюдения и экспериментом. Платон не считал никаких популяций, не ставил экспериментов, чтобы посмотреть, может ли популяция поддерживаться на постоянном уровне в состоянии равновесия с помощью тех мер контроля и регуляции, которые он предлагал. Тем не

менее его теории очень ценны. Они дали толчок развитию представлений о популяции. С тех пор были высказаны сотни любопытных мнений, позволяющих хоть немного продвинуться в разрешении загадки популяций.

28—3. Мальтус, популяция и пища. Англичанин Мальтус, о котором упоминалось в главе 3, в 1798 г. предложил иной подход к проблеме популяций¹.

Мальтус был по образованию священником и очень интересовался социальными проблемами своего времени. Его постоянно волновало несколько вопросов: может ли человек улучшить свой образ жизни? Должен ли человек всегда подвергаться опасностям войн, страдать от болезней, бедности, голода или он может жить иной, лучшей жизнью?

Чтобы ответить на эти вопросы, Мальтус разработал теорию о силах, которые регулируют размеры человеческой популяции. Он сделал два основных допущения: что пища необходима для существования человека и что человек продолжает размножаться. Мальтус считал, что способность популяции к размножению гораздо больше, чем способность земли производить необходимое для поддержания жизни человека. Якобы популяция, если ее не контролировать, увеличивается в геометрическом отношении, а средства к существованию, пища, увеличиваются в арифметическом отношении. Некоторое знакомство с математикой покажет всю необъятность первой силы по сравнению со второй².

По закону нашей природы, согласно которому пища необходима человеку для жизни, действие этих двух неравных сил надо сохранять равным. Следовательно, по Мальтусу, если предпосылки верны, этот аргумент является решающим доказательством невозможности процветания всей массы человечества.

Мальтус сделал предположения для решения этой проблемы; затем последовали выводы на основании этих предположений и пессимистическое заключение.

¹ Сомнительность аналогий между биологическими и социальными явлениями, упрощающих и искажающих явления, а не объясняющих их сущность, многократно подчеркивалась основоположниками марксизма. (Прим. ред.)

¹ Оценка «теории» Мальтуса, ее классового характера и антисоциальной сущности дана в произведениях К. Маркса и Ф. Энгельса. (Прим. ред.)

² Строго научных доказательств этого «положения» нет. (Прим. ред.)

Выводы любой теории должны быть испытаны и подтверждены доказательствами. Ведут ли себя человеческие популяции так, как это предсказывал Мальтус? Имеются ли какие-либо доказательства, подтверждающие его постулаты и выводы?

Когда Мальтус использовал математические термины, такие, как «геометрическая прогрессия» и «арифметическая прогрессия», он наметил общую тенденцию. С тех пор популяционная теория все больше и больше использовала математику. Действительно, человек, не знающий хотя бы основ математики, не может понять популяционную теорию.

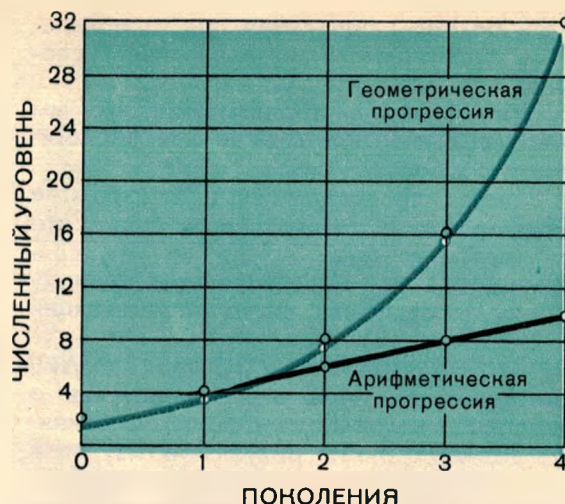
Рассмотрим кратко понятия об арифметической и геометрической прогрессиях.

Рассмотрим следующую последовательность чисел: 2, 4, 6, 8, 10, 12... Вы можете заметить, что каждый член этой последовательности может быть получен прибавлением постоянного числа 2 к предыдущему члену последовательности. Таким образом, $2 + 2 = 4$; $4 + 2 = 6$; $6 + 2 = 8$... Если вы образуете последовательность чисел, прибавляя постоянное число, она называется арифметической прогрессией.

Теперь рассмотрим последовательность чисел: 2, 4, 8, 16, 32, 64... Вы можете заметить, что каждый член последовательности может быть получен умножением предыдущего члена на постоянное число 2. Так, $2 \times 2 = 4$; $4 \times 2 = 8$; $8 \times 2 = 16$... Если вы получаете последовательность чисел путем умножения на постоянное число, ее называют геометрической прогрессией.

Согласно Мальтусу, популяция, если ее не регулировать, увеличивается в геометрической прогрессии, а количество пищи, доступной популяции, возрастает лишь в арифметической прогрессии (эти два вида прогрессии изображены в виде графиков на рисунке 28—1).

Теперь рассмотрим доказательства, которые, как полагал Мальтус, подтверждали его теорию. К тому времени, когда Мальтус создал свою теорию, Соединенные Штаты только образовались. Однако уже имелись надежные данные о росте населения колоний, из которых они образовались. Мальтус смог показать, что популяция английских колонистов в Америке увеличилась с 1643



28—1. Графики арифметической и геометрической прогрессий.

до 1760 г. с 21 200 до 500 000. В течение этого времени популяция удваивалась каждые 25 лет. У этой популяции имелись в изобилии пространство и пища для роста. Она росла в геометрической прогрессии.

Мальтус смог также показать, что за тот же самый период популяция людей в Великобритании не увеличилась в той же степени. Он приписал это недостатку продовольствия и эмиграции. Более того, он смог показать, что 254 великих голода, известных по записям за время человеческой истории, сопровождалось болезнями, эпидемиями чумы и приводили к резкому уменьшению населения. Мальтус полагал, что это было убедительным доказательством борьбы за существование: размер популяции зависит от количества пищи, и рост популяции контролировался голодом и болезнями.

Как мы видели в главе 8, теория Мальтуса помогла Дарвину сформулировать его теорию эволюции. Однако теория Мальтуса содержала противоречия. Наблюдения не подтверждали идею о том, что количество пищи возрастает в арифметической прогрессии. Если поступление пищи возрастало в арифметической прогрессии без ограничений, то популяция могла возрастать таким же образом, поскольку ее размеры контролировались поступлением пищи. Однако появились доказательства того, что количество пищи не может увеличиваться неограниченно. Должен существовать верхний пре-

дел количества пищи, которое может быть произведено, и, следовательно, должен существовать верхний предел размеров популяций.

Этот порок в теории Мальтуса привел других ученых к поискам более удовлетворительных гипотез, объясняющих прекращение роста популяций. Нужны были гипотезы, которые могли бы объяснить существование верхнего предела размеров популяции. Эти исследования привели к тому, что популяционная теория стала более математической. В связи с этим, прежде чем переходить к дальнейшему изложению, нам необходимо познакомиться с некоторыми новыми понятиями.

28—4. Кривые, переменные и пропорции. Рассмотрим данные по росту популяции дрожжевых клеток, представленные в таблице 28—1.

При исследовании этой популяции мы основное внимание уделяем следующим вопросам: каковы закономерности роста этой популяции? Что ограничивает размеры популяции? Какова скорость, с которой растет популяция, и каким законом она подчиняется?

Изменение размера популяции дрожжей во времени показано на рисунке 28—2. Этот график показывает, что рост популяции происходит по S-образной кривой. Вначале популяция состоит из 10 клеток, а затем возрастает до 662 клеток.

Теперь рассмотрим скорость, с которой росла популяция. За 18 часов популяция увеличилась на 652 клетки. Однако скорость роста не оставалась постоянной все это время, как видно из третьей колонки таблицы 28—1. В течение первых двух часов популяция увеличилась на 19 клеток, в то время как за следующие два часа она увеличилась на 42 клетки. На рисунке 28—3 показано, как изменилась скорость роста популяции в течение всего времени.

Начальная скорость роста популяции была низкой. По мере того как популяция становилась старше и больше, скорость роста увеличивалась, пока не достигла наибольшего значения в период между 8 и 10 часами роста популяции. Вслед за этим скорость роста уменьшилась, в то время как численность популяции продолжала медленно увеличиваться до тех пор, пока не достигла равнове-

Т а б л и ц а 28—1

Рост популяции дрожжевых клеток

Возраст популяции в часах	Число клеток в популяции	Прирост за каждые 2 часа
0	10	—
2	29	19
4	71	42
6	175	104
8	351	176
10	513	162
12	595	82
14	641	46
16	656	16
18	662	6

ного уровня в 662 индивидуума. Когда популяция достигла такого размера, скорость роста стала равной нулю.

Закономерность проста. Если популяция имеет S-образную кривую роста, зависимость скорости роста от времени имеет колоколообразный характер. Но какие механизмы определяют такую закономерность? Для ответа на этот вопрос надо познакомиться с математическими понятиями переменной и прямой пропорциональности.

Переменная—это количественная величина, численное значение которой может изменяться. Например, наблюдая процесс роста популяции дрожжей, мы сталкиваемся с тремя переменными: размером популяции, скоростью роста популяции и возрастом популяции. Значения каждой из этих переменных меняются в процессе развития популяции. Размер популяции (переменная величина) принимает численные значения от 10 до 662. Скорость—возрастание числа клеток за два часа (другая переменная) от низкого уровня—19 возрастает до 176, затем уменьшается до 6. Возраст популяции (третья переменная) возрастает от нуля до 18 часов.

Работая с переменными такого рода, часто весьма полезно дать буквенные обозначения переменных.

Так можно сказать: «Обозначим буквой n размер популяции, а буквой r —скорость роста популяции». Переменная n , следовательно, возрастает от 10 до 662; переменная r увеличивается от 19 до 176, а затем падает до 6. Две пере-

менные называются **прямо пропорциональными**, если их отношение остается всегда постоянным. Например, если x и y — две переменные, а их отношение равно k , где k — постоянное число, то две переменные прямо пропорциональны. Это можно записать следующим образом:

$$\frac{x}{y} = k \quad \text{или} \quad \frac{y}{x} = \frac{1}{k}.$$

Рассмотрим теперь пример прямой пропорциональности, используя мячи для гольфа и весы. Мяч для гольфа имеет массу 1,62 унции. Взвесим один мяч для гольфа. Будем добавлять на весы по одному мячу, взвешивая каждый раз все находящиеся на весах мячи, пока не соберем данные, показанные в таблице. Как видно из таблицы 28—2, с увеличением числа мячей увеличивается их общая масса.

Эти две переменные увеличиваются таким образом, что их отношение всегда равно 1,62. В таком случае мы говорим, что две переменные прямо пропорциональны. Это утверждение может быть записано следующим образом:

$$\frac{W}{N} = 1,62.$$

Сколько бы вы ни взяли мячей, отношение их общей массы к их общему числу всегда будет равно 1,62. То же самое можно сказать иначе — общая масса мячей для гольфа равна 1,62 унции, умноженной на число мячей. Это утверждение также отражает существование прямой пропорциональности между переменными и может быть записано так:

$$W = 1,62N.$$

Таблица 28—2

Пример прямой пропорциональности

Число мячей для гольфа, N	Общая масса мячей для гольфа в унциях, W	Отношение (K), $\frac{W}{N}$
1	1,62	1,62
2	3,24	1,62
3	4,86	1,62
4	6,48	1,62
5	8,10	1,62

28—5. Ферхюльст и рост популяций. Теперь мы можем вновь вернуться к популяционной теории и рассмотреть, как понятие прямо пропорциональных изменений применяется при рассмотрении популяций.

Познакомимся с работами бельгийского математика Ламберта Адольфа Кетле и его ученика Пьера Франсуа Ферхюльста. В 1835 г. Кетле предпринял попытку найти удовлетворительное объяснение тому, как действуют различные факторы, ограничивающие размеры популяций. Он считал, что имеется известное сходство между тем, как летит пуля, и ростом популяции. Его дальнейшие рассуждения были приблизительно следующими: сопротивление, которое воздух оказывает движению пули, изменяется прямо пропорционально квадрату скорости снаряда. Рассуждая аналогично, Кетле предположил далее, что сопротивление популяции ее росту также меняется прямо пропорционально квадрату скорости, с которой растет популяция.

Кетле предложил рассмотреть эту гипотезу Ферхюльсту, с тем чтобы тот нашел наиболее подходящие данные относительно какой-либо популяции и выяснил, можно описать рост этой популяции с помощью предложенной гипотезы или нет. Ферхюльст выполнил это задание и изложил полученные результаты учителю. Кетле просмотрел доклад своего ученика и пришел к заключению, что имеющихся наблюдений недостаточно, чтобы подтвердить это правило таким образом, чтобы не оставалось сомнений в его точности.

Смелая идея, предложенная Ферхюльстом, представляла собой новую гипотезу. Эта гипотеза утверждала, что скорость роста популяции, если она растет неограниченно, изменяется прямо пропорционально величине самой популяции; скорость роста ограничивается (уменьшается) за счет действия фактора, который изменяется прямо пропорционально квадрату величины популяции.

Теперь мы можем записать уравнения, которые отражают обе части гипотезы Ферхюльста.

Рассмотрим первое утверждение.

Скорость роста популяции, если он не ограничен, изменяется пропорционально величине самой популяции.

Пусть R_n — скорость неограниченного роста популяции (n — неограниченно);

N — число индивидуумов в популяции;

K_n — постоянное число, связывающее R_n и N .

Тогда непосредственно из определения прямой пропорциональности записываем:

$$R_n = K_n N \text{ или } \frac{R_n}{N} = K_n.$$

Попробуем дать биологическую интерпретацию этому уравнению.

Популяция, которая растет со скоростью $R_n = K_n N$, растет в геометрической прогрессии, так как скорость роста равна произведению N на постоянное число K_n .

Такая популяция растет в соответствии с теорией Мальтуса, предполагающей, что популяция, если ее рост не контролируется, увеличивается в геометрической прогрессии.

Этому уравнению можно дать и иное истолкование. K_n является мерой природной способности популяции к увеличению в условиях, не ограничивающих ее рост. Поэтому K_n называют **биотическим потенциалом популяции**.

Теперь запишем уравнение для второго утверждения Ферхюльста: скорость роста популяции ограничивается фактором, который изменяется прямо пропорционально квадрату величины популяции.

Пусть R_o — скорость, с которой уменьшается рост популяции (o — ограниченно);

N^2 — квадрат числа индивидуумов в популяции;

K_o — постоянная, связывающая R_o и N^2 .

Опять, на основании определения прямой пропорциональности, записываем:

$$R_o = K_o \cdot N^2 \text{ или } \frac{R_o}{N^2} = K_o.$$

Это уравнение можно интерпретировать как меру **сопротивления среды**, на которое наталкивается популяция. Оно

указывает, что растущая популяция сама создает препятствия для своего дальнейшего роста.

Теперь мы имеем два уравнения, которые выражают два предположения Ферхюльста. Первое уравнение ($R_n = K_n \cdot N$) описывает фактор увеличения популяции, второе ($R_o = K_o \cdot N^2$) — фактор уменьшения популяции. Поскольку скорость, с которой в действительности растет популяция, — результат одновременного действия обоих этих факторов, необходимо соединить эти уравнения в одно следующим образом.

Пусть R — скорость, с которой растет популяция, когда одновременно действуют оба фактора — фактор увеличения и фактор уменьшения популяции.

$$\text{Тогда } R = R_n - R_o.$$

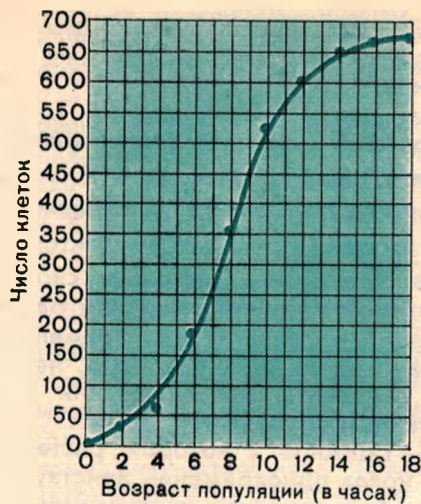
Поскольку $R_n = K_n \cdot N$ и $R_o = K_o \cdot N^2$, то, подставляя эти значения, мы можем записать:

$$R = K_n \cdot N - K_o \cdot N^2.$$

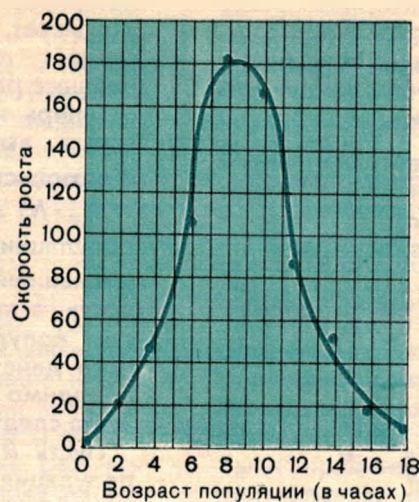
Это уравнение полностью выражает гипотезу Ферхюльста. Для популяции, скорость роста которой описывается этим уравнением, кривая скорости роста будет иметь колоколообразную форму, а кривая роста будет S-образной.

Итак, возникла полезная гипотеза, с помощью которой можно было бы математически описать популяции. Эта гипотеза могла быть проверена имеющимися данными. Однако, как это бывало и с другими незаурядными идеями, она была похоронена в библиотеках и забыта вплоть до ее повторного открытия в 1920 г. американцами Р. Пирлом и Л. Д. Ридом. После ее вторичного открытия широко исследовались все виды популяций. Популяции животных и растений исследовались как в полевых условиях, так и в лабораторных, чтобы выяснить, как контролируется размер популяции, как популяция поддерживается в устойчивом состоянии и почему иногда популяции отклоняются от этого состояния равновесия.

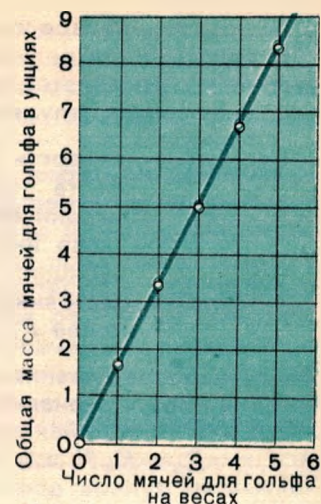
Какие значения надо выбрать для констант K и K_o в уравнении Ферхюльста, чтобы оно подходило к определенной популяции? Рассмотрим популяцию дрожжей, описанную в разделе 28—4. Одним из биологов было предложено



28—2. S-образная кривая роста популяции дрожжей.



28—3. Колоколообразная кривая изменений скорости роста популяции во времени.



28—4. График прямой пропорциональной зависимости между числом мячей для гольфа и их общей массой.

следующее уравнение для описания роста этой популяции:

422

$$R = 1,071N - 0,0016N^2.$$

В этом уравнении K имеет значение 1,071 и $K_0 = 0,0016$, N — число индивидумов в популяции, R — число клеток, прибавляющихся в популяции за каждый следующий двухчасовой период роста. Поскольку популяция начинает расти с нулевого момента времени, в который она состоит из 10 клеток, число клеток, добавляющихся в следующие два часа, должно быть равно:

$$\begin{aligned} R &= 1,071 \cdot 10 - 0,0016 \cdot 10^2 = \\ &= 1,071 \cdot 10 - 0,0016 \cdot 100 = \\ &= 10,71 - 0,16 = \\ &= 10,55. \end{aligned}$$

Поскольку за первые два часа к популяции, состоящей первоначально из 10 клеток, добавилось 10,55 клеток, общее число клеток к началу следующего двухчасового периода равно 20,55. Тогда число клеток, на которые увеличится популяция за следующий двухчасовой период, равно:

$$\begin{aligned} R &= 1,071 \cdot 20,55 - 0,0016 \cdot 20,55^2 = \\ &= 1,071 \cdot 20,55 - 0,0016 \cdot 422,30 = \\ &= 22,01 - 0,68 = \\ &= 21,33. \end{aligned}$$

Общее число клеток в популяции становится к концу этого периода равным $20,55 + 21,33 = 41,88$.

Постарайтесь сами закончить эти вычисления и построить две ростовые кривые; сравните их с кривыми на рисунках 28—2 и 28—3.

Для популяции дрожжей характерна S-образная кривая выживаемости и колоколообразная кривая изменения скорости роста, потому что: скорость роста дрожжевой популяции в том случае, если она растет неограниченно, прямо пропорциональна числу дрожжевых клеток в популяции; скорость роста дрожжевой популяции ограничена фактором, прямо пропорциональным квадрату числа дрожжевых клеток в популяции.

В следующем разделе этой главы мы познакомимся с некоторыми современными исследованиями популяций. Мы увидим, что влияет на скорость роста популяции, как могут быть сбалансированы рождаемость и смертность, обеспечивая устойчивое состояние популяции, и как популяционные теории позволяют нам делать предсказания относительно характера роста популяции.

● **Популяция** — это группа организмов одного и того же вида, обитающих на определенной территории. Число организмов в популяции регулируется многими факторами.

Проблемы, касающиеся регуляции человеческих популяций, волновали мыслящих людей в течение сотен лет. Эти исследователи ввели математические методы, используемые для решения различных проблем, касающихся популяций всех родов.

◆ **Проверьте себя**

1. Что такое популяция? 2. Что внес Платон в учение о популяциях? 3. Покажите на примерах, что популяция является структурной единицей; функциональной единицей. 4. Напишите арифметическую последовательность из пяти членов; геометрическую прогрессию из пяти членов. 5. Что внес Мальтус в учение о популяциях? Изложите его теорию. В чем ошибочность и вред этой теории? 6. Изложите гипотезу Ферхюльста о росте популяций. 7. Что такое биотический потенциал? сопротивление среды?

Некоторые проблемы учения о популяциях

28—6. Популяции мышей. В Висконсинском университете Джон Эмлен и его студенты изучали популяции домовых мышей в некоторых старых домах. Они давали 250 г пищи на колонию ежедневно в течение всего эксперимента. Мыши быстро размножались, и популяция разрасталась все больше и больше. В течение некоторого времени все изучаемые мыши оставались в домах. Однако с увеличением популяции возникал недостаток пищи, поскольку ее ежедневное поступление оставалось постоянным. Когда число мышей становилось больше того, для которого достаточно 250 г пищи в день, некоторые мыши покидали колонию. Эмлен обнаружил, что скорость эмиграции приблизительно была такая же, как скорость рождения новых особей.

Этот эксперимент показывает, что пища может стать фактором, лимитирующим увеличение популяции на данной экспериментальной территории. Он показывает также, что возрастающая эмиграция может ограничивать увеличение размера популяции и поддерживать популяцию в состоянии равновесия.

Позднее те же исследователи осуществили новый эксперимент. Он был сходен с первым, за исключением того, что мыши не могли эмигрировать из популяции. В этом случае, когда возникал недо-

статок пищи, уменьшалась рождаемость мышей и рост популяции прекращался. Таким образом, та же самая причина (недостаток пищи) может вызывать разный эффект. Недостаток пищи может влиять и на скорость эмиграции, и на рождаемость. В любом случае конечным эффектом является сохранение размера популяции на постоянном уровне, в состоянии равновесия.

Рассмотрим третий эксперимент. Животные не испытывали недостатка в пище, она поставлялась в изобилии. Как и во втором эксперименте, мышам не давали эмигрировать. По мере того как популяция увеличивалась, уменьшалось пространство, приходящееся на каждую мышь, меньше становилась возможность выбрать подходящее место для гнезда. Этот эксперимент повторили в различных местах и получили различные результаты (рис. 28—5).

В Висконсинском университете в экспериментах Эмлена число мышей вначале быстро возрастало, пока колония не становилась перенаселенной. Затем резко учащались случаи преследования одних животных другими, драки между ними, каннибализм, самки переставали как следует заботиться о своих гнездах и потомстве. В результате всего этого смертность среди молодняка увеличивалась до 100%, даже если рождаемость оставалась высокой. При этом благодаря возрастанию смертности за счет действия таких факторов, как драки животных и каннибализм, сохранялось равновесие в популяции.

Сходные эксперименты были поставлены в Англии, но результаты были иные. В этих экспериментах не наблюдалось увеличения смертности от драк и каннибализма. Популяция увеличивалась до некоторого максимального размера, и с этого момента прекращалось размножение в ней.

И в тех и других экспериментах популяция достигала равновесия. В экспериментах в Висконсинском университете это равновесие устанавливалось за счет высокой смертности, в то время как в экспериментах английских исследователей — за счет прекращения рождений.

28—7. Конкуренция у инфузорий. В процессе роста популяции между ее членами идет борьба за существование. Эта борьба может проявляться различным

ПИЩА И ВОДА В ИЗОБИЛИИ



НЕДОСТАТОК ПИЩИ



424

ПИЩА И ВОДА В ИЗОБИЛИИ



ПИЩА И ВОДА В ИЗОБИЛИИ



образом, приобретать различные формы. Она может быть пассивной, например в том случае, когда уменьшается рождаемость, или более активной и острой, как в случае каннибализма.

Но независимо от того, как идет эта борьба, в любом случае благодаря ей популяция не исчерпывает полностью доступных и необходимых для нее источников энергии. На примере экспериментов с мышами вы видели, как эта борьба влияет на рост популяции. Далее возникает интересная проблема: каковы будут закономерности роста популяции в том случае, если два вида конкурируют за одно и то же необходимое вещество, которое поступает в систему в ограниченном количестве?

Следующие эксперименты иллюстрируют эту проблему.

Маленькие колбочки были наполнены раствором, в котором не могли размножаться бактерии. В них были введены определенные количества *Bacillus pyocyaneus*. Эти бактерии не могут размножаться в данном растворе, но они могут служить пищей для инфузорий. В опыте использовали два близкородственных вида инфузорий: *Paramecium caudatum* и *P. aurelia*. Каждый вид помещали в отдельную колбочку и давали инфузориям расти. В этих условиях поступления пищи (условия среды) каждый вид давал характерную S-образную кривую роста (рис. 28—6).

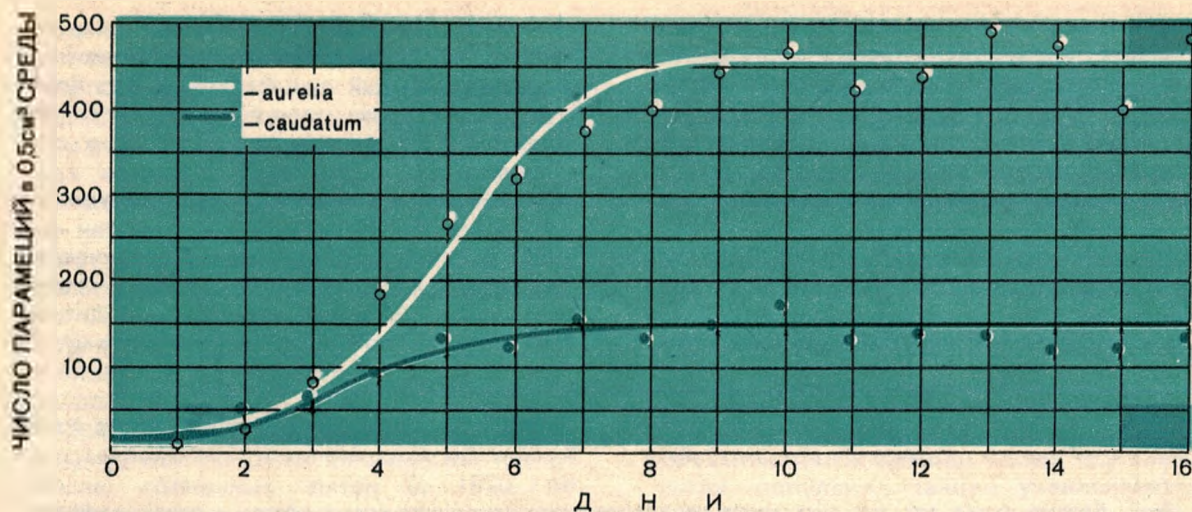
Если для этих кривых роста составить уравнения Ферхюльста, то для скорости роста популяции инфузории туфельки мы получим уравнение:

$$R = 0,855N - 0,013N^2,$$

а для популяции *P. aurelia*

$$R = 1,46N - 0,006N^2.$$

На основании этих двух уравнений можно попытаться предсказать, что произойдет, если мы поместим инфузорий обоих видов в одну и ту же колбу. Из уравнений видно, что в данных экспериментальных условиях биотический потенциал *P. aurelia* почти вдвое выше биотического потенциала *P. caudatum* (1,46 против 0,855). Это показывает, что в данных условиях каждая *P. aurelia* может



28—6. Кривые роста двух различных видов инфузорий, культивируемых по отдельности на среде, содержащей *Bacillus pyocyaneus*.

произвести больше потомков за данный промежуток времени, чем *P. caudatum*. Кроме того, фактор уменьшения популяции *P. aurelia* вдвое меньше, чем у *P. caudatum* (0,006 против 0,013). На основании этих двух факторов мы можем предсказать, что из двух видов, помещенных в одну и ту же колбу, *P. aurelia* победит в соревновании за пищу. Проведя такой эксперимент, получим данные, показанные на рисунке 28—7.

Наше предсказание сбылось. *P. aurelia* выживает ценой жизни *P. caudatum*, потому что она имеет более высокую репродуктивную способность и более низкую величину фактора уменьшения роста в данных экспериментальных условиях. Однако если мы будем использовать другие виды бактерий в качестве источника питания, то результаты окажутся противоположными. Тогда уже *P. caudatum*, а не *P. aurelia* победит в борьбе. Биологи могут объяснить это. Бактерии *B. pyocyaneus* хотя и не размножаются в течение опыта, но остаются живыми. Они метаболизируют и выделяют продукт обмена в жидкую среду. *P. caudatum* гораздо чувствительнее к действию этих продуктов, чем *P. aurelia*. Благодаря этой чувствительности снижается и ограничивается репродуктивная способность *P. caudatum*, и *P. aurelia* побеждает в конкурентной борьбе.

Продукты обмена, выделяемые другими видами бактерий, не оказывают сдерживающего действия на *P. caudatum*.

Если в качестве источника пищи использовать другой вид бактерий, то репродуктивная способность *P. caudatum* не подавляется. Она может размножаться со свойственной ей нормальной скоростью, которая выше, чем нормальная скорость размножения *P. aurelia*. Тогда *P. caudatum* побеждает в борьбе. Из этого эксперимента можно видеть, что один и тот же фактор среды (источник пищи в данном случае) влияет на биотический потенциал и фактор уменьшения популяции каждого вида различным образом.

28—8. Рысь, солнечные пятна и североамериканские зайцы. Не для всех популяций характерны S-образные кривые роста. Действительно, у большинства популяций обнаруживаются более сложные типы роста. Более сложные закономерности роста характерны, например, для популяции канадской рыси. Как было установлено по записям о сдаче шкур, составленным Компанией Гудзонова залива, приблизительно каждые 9,7 года в популяции канадской рыси завершается цикл изменений размера популяции. В течение каждого цикла размер популяции увеличивается, достигает некоторого максимального уровня, а затем внезапно уменьшается (рис. 28—8). Этот основной тип изменений повторяется снова и снова.

При изучении популяции рыси возникает тот же вопрос, что и для ранее исследованных популяций дрожжей, мышей и инфузорий. Каковы факторы, кон-

тролирующие и регулирующие размеры этой популяции? Какие переменные обуславливают такую сложную закономерность роста? Возможно, что какие-то климатические изменения циклического характера оказывают влияние на популяцию рысей, вызывая ее изменения, также имеющие циклический характер. А возможно, что какая-то биотическая переменная (болезнь или пища) обуславливает такую закономерность. Чтобы решить эту проблему, мы должны предпринять поиски «причин».

Поиски переменных, которые обуславливают такие сложные закономерности роста, — одна из самых интересных, но и

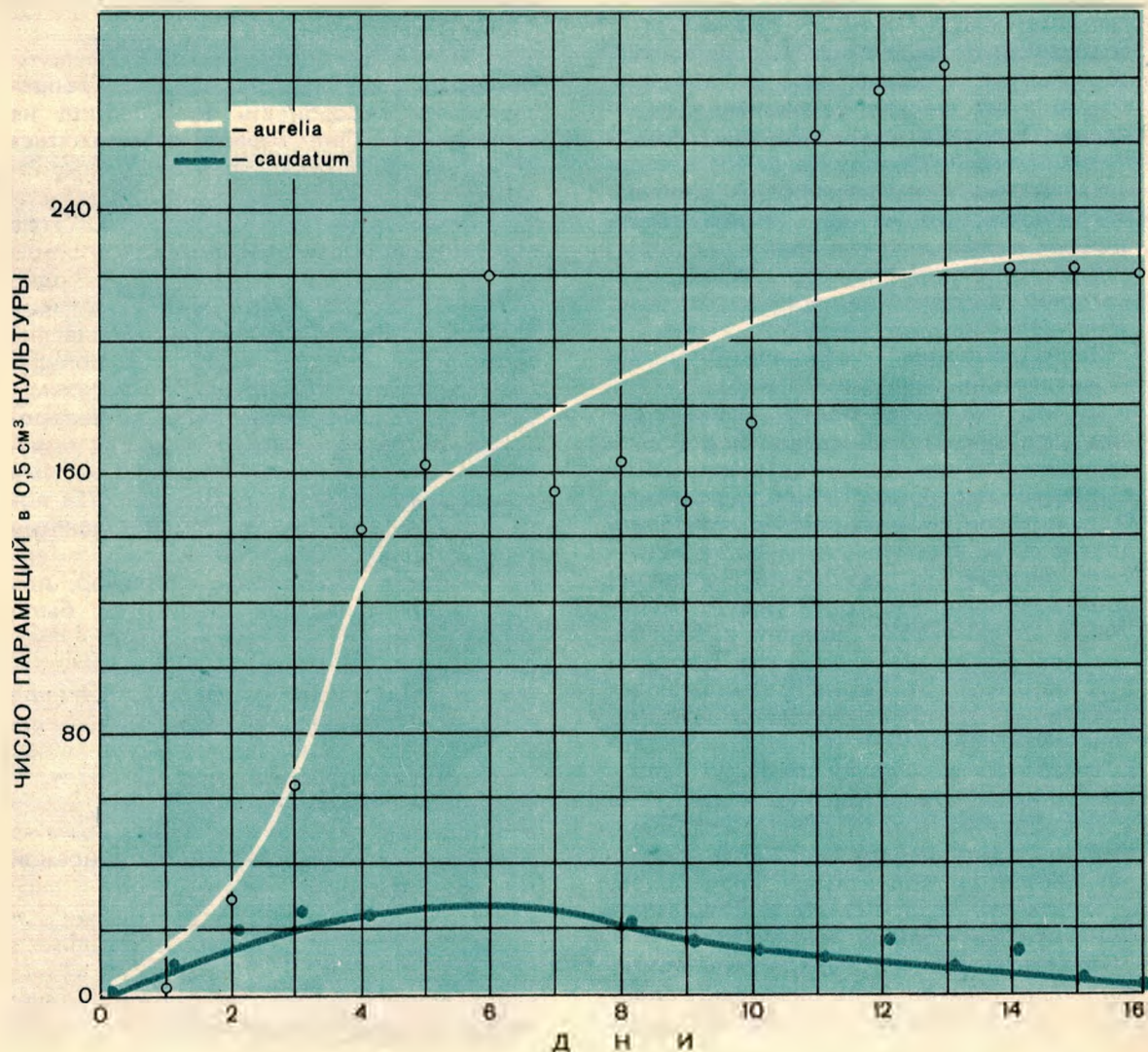
наиболее трудных проблем учения о популяциях. Всегда необходим осторожный подход, так как существует много ловушек, в которые может попасть исследователь. Рассмотрим один из таких случаев.

Уже давно известно, что те популяции, у которых наиболее ярко выражен циклический тип роста, живут в арктической тундре, в хвойных лесах Севера и северных водах. Это наблюдение наводит на мысль, что причиной циклических изменений может быть климатическая переменная.

Одна из таких переменных была известна. Число солнечных пятен меняется от

28—7. Кривые роста тех же двух видов парамеции, конкурирующих друг с другом в одной и той же культуре *Bacillus pyocyaneus*.

426



года к году. Эти изменения имеют циклический характер, причем цикл повторяется каждые 12 лет. Более того, было известно, что, когда число солнечных пятен велико, они влияют на Землю, вызывая во всем мире нарушения радио- и телевизионной связи. Возможно, каким-то неизвестным образом эти пятна вызывают увеличение числа рысей. Если тщательно сравнить две кривые на рисунке 28—8, вы найдете некоторое подтверждение, что существует связь между изобилием рысей и числом солнечных пятен.

Если сравнить первые три цикла популяции рысей с тремя циклами изменений числа солнечных пятен (с 1820 по 1850 г.), можно обнаружить, что, когда больше становилось пятен, увеличивалось и количество рысей. И наоборот, в течение этого 30-летнего периода популяция рысей сокращалась, когда низким было число пятен на Солнце. Эта интересная связь как будто повторяется снова в течение двух циклов между 1880 и 1900 гг.

Кажется, что появляется строгое доказательство существования связи между числом солнечных пятен и изобилием рысей. Однако не все так гладко! Сравните два последних цикла, с 1910 до 1930 г., совершенно не совпадающих по фазе. Когда число пятен было низким, рыси водились в изобилии, и наоборот. Эти данные не подтверждают гипотезу, и она должна быть отвергнута. Необходимо искать новую гипотезу и проверять ее.

Изменения численности популяции североамериканского зайца, которым в основном питается рысь, имеют циклический характер и сходны с циклическими изменениями численности рыси. Могло ли изобилие этого источника пищи вызывать изобилие рысей? Изучим популяционные циклы, показанные на рисунке 28—9, и попытаемся прийти к какому-то выводу.

При сравнении двух кривых на рисунке 28—9 можно видеть, что они совпадают довольно хорошо, хотя и не абсолютно точно. Создается впечатление, что циклы изменений численности зайца и рыси несколько не совпадают по фазе друг с другом. Например, популяция рыси обычно не достигает максимума в тот же год, в который количество зай-

цев максимально. Популяция рыси достигает максимума обычно через год-два после того, как количество зайцев было наиболее обильным. То же самое наблюдается и для минимумов обеих популяций. Наиболее низкая точка в цикле популяций рысей наступает через год-два после наиболее низкой точки в популяции зайца. Согласуются ли эти наблюдения с гипотезой, что цикл популяции рыси определяется отношением «хищник—жертва», существующим между рысью и зайцем?

Многие биологи считают, что наблюдения подтверждают эту гипотезу, и они объясняют наблюдения таким образом: когда популяция зайцев увеличивается в размере, пища для рысей становится более обильной. Благодаря изобию пищи увеличивается в размерах популяция рыси.

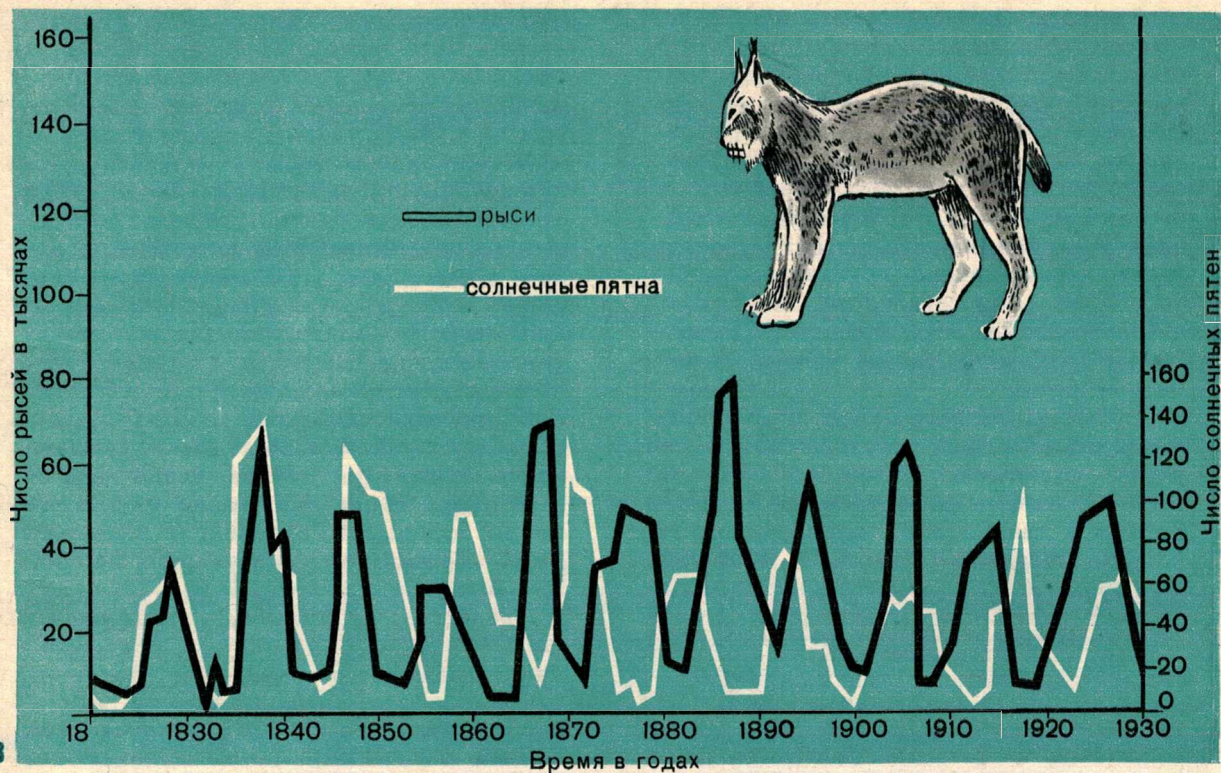
Однако, когда популяция зайца велика (велика плотность населения), среди зайцев развиваются эпизоотии (болезни), в связи с чем популяция быстро уменьшается (сравните это с экспериментами Эмлена на мышах). С уменьшением количества доступной пищи уменьшается в размерах и популяция рыси. Таким образом, увеличение и уменьшение популяции рыси следует с запаздыванием на один-два года за увеличением и уменьшением популяции зайца.

● Популяции животных были изучены в лабораторных и природных условиях, чтобы установить, как контролируется их размер.

В экспериментах на мышах Эмлен установил, что поступление пищи может влиять на рождаемость, эмиграцию и индивидуальные взаимоотношения, регулируя, таким образом, численность популяции.

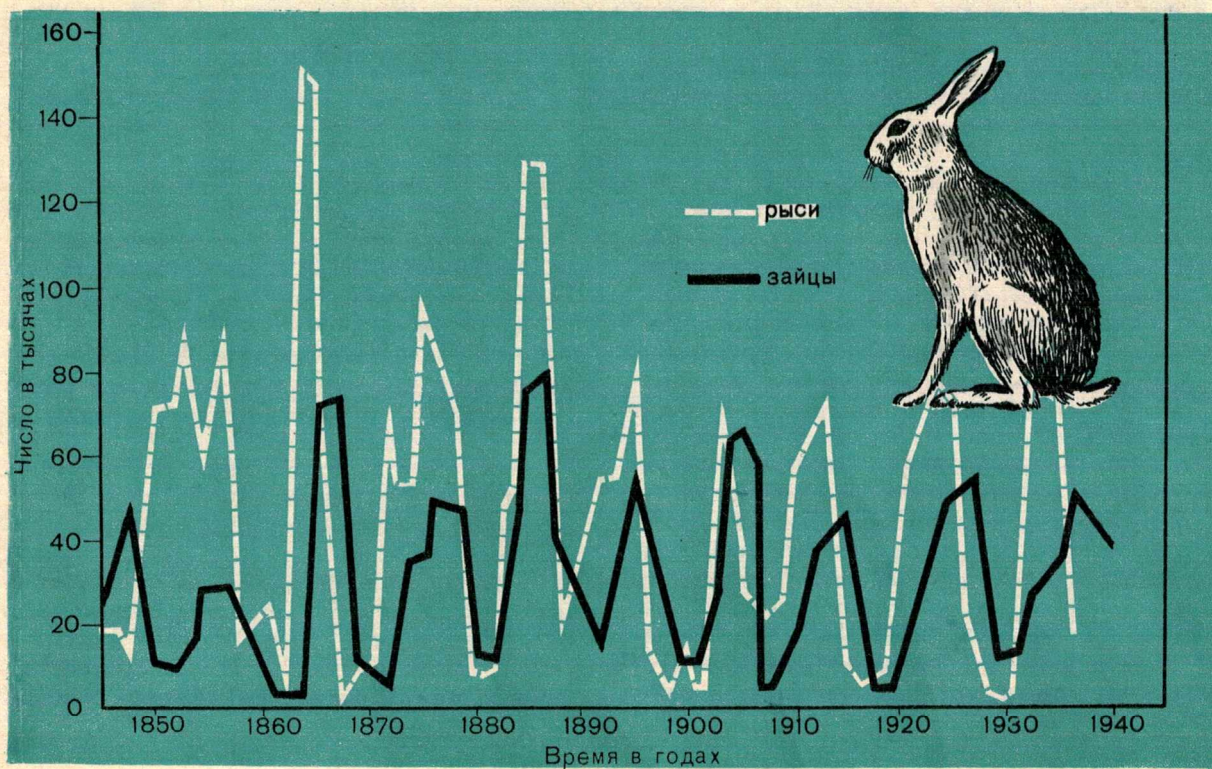
В эксперименте с двумя видами парameций было найдено, что потенциал размножения вида изменяется при различном сопротивлении среды.

Кроме того, было обнаружено, что определенные условия среды могут быть благоприятными для одного вида и неблагоприятными для другого близкородственного вида. Начиная с некоторого возраста у большинства популяций обнаруживаются циклические изменения численности. Эта циклическость иногда определяется факторами среды.



28—8. Сравнение частоты образования солнечных пятен с подсчитанным приблизительно числом рысей в год.

28—9. Ежегодные изменения количества зайцев и рысей.



◆ Проверьте себя

1. Какие переменные были исследованы в опытах с популяциями мышей? 2. Каково было действие каждой из исследованных переменных в разных мышиных популяциях? 3. Какие формы приспособления могут быть использованы в популяции, если потребление пищи превышает ее поступление? 4. Влияют ли факторы среды на биотический потенциал? Объясните. 5. Как влияет конкуренция на закономерность роста популяции? 6. Назовите некоторые факторы, влияющие на равновесие в природе?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Популяция представляет собой биологическую единицу в том же смысле, как биологическими единицами являются клетка или организм. Она состоит из индивидуумов, у нее имеются границы, для нее характерен определенный размер.

Популяция является функциональной единицей, которая сохраняется как це-

лое, в то время как части ее постоянно замещаются в результате процессов рождения и иммиграции либо смерти и эмиграции. Имеются приспособительные механизмы, которые контролируют и регулируют замещение индивидуумов в популяции. Благодаря действию этих механизмов популяция находится в устойчивом состоянии. Их действие обеспечивает сохранение такого размера популяции, при котором поступление доступной энергии, необходимое для выживания популяций, не превышает некоторого предела.

Благодаря борьбе за существование популяция приспосабливается не только к физическим условиям окружающей среды, но и к популяциям организмов других видов, с которыми она может конкурировать или находиться в отношениях «хищник — жертва». Результатом всех этих сложных отношений является тонко регулируемое «равновесие в природе».

Биологическая тема

429

Взаимоотношения организмов с внешней средой

Все живые существа находятся в определенных, окружающих их условиях среды. В широком смысле слова эти условия включают все живое и неживое вокруг отдельного организма. Однако обычно мы говорим об определенных условиях. Виды организмов приспособлены к этим определенным условиям, в которых они развились и в которых они могут теперь находить пищу и жизненное пространство.

Понятие об условиях среды имеет фундаментальное значение на всех уровнях биологической организации. Молекулярные компоненты ДНК и РНК имеют определенные условия среды внутри хромосомы. Митохондрия, хромосома и хлоропласт имеют каждая свои условия среды в клетке. Клетка имеет свои, контролируемые ее жизнью условия. Она действует и сама подвергается действию соседних клеток, жидкостей, омывающих их, и благодаря последним — действию более удаленных клеток. Ткани, органы и системы органов имеют свои условия среды. Целостный организм существует также в среде, содержащей и другие организмы. Он является частью популяции своего вида, которая изменяется в ответ на изменения среды и в ответ на действие внутренних факторов. Популяция в свою очередь является частью сообщества популяций (биоценоза).

Растения и животные не просто пассивно подвергаются влиянию окружающей их среды, ограниченно отвечая на ее воздействия. Они сами влияют на окружающие условия, видоизменяют и используют их. Необходимость сохранения природных ресурсов — воды, лесов, животного мира — живой пример того, как человек изменяет окружающую его среду. Большинство видов глубоко, вплоть до критического состояния, затронуто теми изменениями, которые вызваны деятельностью человека.



Общество муравьев-плотников в бревне. Муравьи хранят коконы в построенных ими камерах.

*

430

Общества животных

Развивая концепцию популяций, мы оставляли в стороне два фундаментальных вопроса: почему животные образуют группы? Какого рода группы они образуют? Обстоятельства, которые заставляют животных объединяться в группы, многочисленны. Например, группы животных могут образовываться вблизи общего источника пищи и воды. Необходимость убежища и подходящих условий для жизни также вызывает объединение животных. Другой возможной причиной объединения является защита от хищников.

Животные могут образовывать группы различного типа, отличающиеся степенью организации и регуляции. Объединение некоторых животных является случайным, у них нет и следов общественной организации; у других контроль и регуляция выражены в средней степени; некоторые же группы отличаются высокой степенью объединения и регуляции. В этой главе будет освещена общая структура и организация некоторых групп животных, отличающихся высокой степенью объединения.

Структура общества

29—1. Группы животных. Имеется несколько основных причин объединения животных в группы. Некоторые группы животных образуются случайно. Например, организмы, которые переносятся океанским течением к береговой линии, скапливаются у берегов. Однако большинство групп животных образуется не случайно. Животные объединяются в группы, чтобы удовлетворять основные жизненные потребности. Рассмотрим некоторые из этих потребностей и то, как образование групп способствует их удовлетворению (цветн. табл. 33).

Если удовлетворение какой-либо жизненной потребности затруднено, то те места, где это становится возможным, привлекают большое количество животных. Например, места гнездования жизненно необходимы для птиц. У некоторых птиц (например, у пингинов) места гнездования ограничены. Местом гнездования королевских пингинов являются берега далеких островов Антарктиды. Каждый год в период размножения пингины собираются на этих берегах и образуют огромные базары (цветн. табл. 34). Здесь самцы и самки по очереди высиживают свои яйца и выращивают своих птенцов.

Необходимость убежища и подходящих условий для жизни — важная потребность. Животные могут объединяться в группы благодаря своим врожденным реакциям на свет, влажность, температуру, действие силы тяжести, соленость воды и другие условия среды. В каждом из этих случаев группа образуется либо благодаря притягательной силе благоприятных условий, либо для того, чтобы избежать неблагоприятных условий.

Некоторые животные решают проблему убежища более сложным образом. Те животные, которые обладают сильно развитыми общественными инстинктами, работают вместе и строят общее подходящее убежище. Пчелы, осы и муравьи относятся к числу таких животных. Усилиями всей группы эти животные строят целые муравейники и гнезда и так изменяют условия среды, чтобы удовлетворить свои потребности.

Защита от хищников также необходима для выживания, и многие животные объединяются в группы в поисках защиты. Если животные невелики, они могут скап-

ливаться вблизи более крупных животных, чтобы избежать нападения хищников. Иногда даже крупные животные (например, мускусные быки) образуют группы и, стоя плечом к плечу, могут защитить себя, с какой бы стороны им ни грозило нападение, как это показано на цветной таблице 35.

При объединении животных в группы создаются особые условия, а следовательно, возникают новые проблемы. Эти новые условия возникают благодаря тесному контакту индивидуумов друг с другом. При близком контакте более тесным становится взаимодействие между животными, поскольку поведение одного животного влияет каким-то образом на поведение соседей. Как ведут себя животные в этих условиях, зависит от их приспособленности.

Есть животные, приспособленность которых друг к другу сказывается лишь в том, что они просто могут переносить присутствие друг друга на одной территории. Группы такого рода слабо связаны и не имеют регулирующих механизмов; такая группа просто совокупность животных. Другие животные более приспособлены к общественной жизни. Они образуют популяции, в которых в ограниченной степени осуществляется объединение и регуляция. Те животные, у которых в высокой степени развиты приспособления к общественной жизни, образуют высокоорганизованную популяцию, называемую **обществом**. Обществам присущи все характерные черты популяций, изученных ранее. Но они отличаются от описанных популяций более высокой степенью объединения и регуляции. У общественных животных индивидуумы специализируются для выполнения определенной работы, и выживаемость группы зависит от точной регуляции поведения этих «специалистов». В этом смысле общество, как и клетка или многоклеточный организм, имеет структуру. Так же как организм имеет различные типы клеток — клетки крови, например, осуществляющие определенные функции, так и в обществе группы индивидуумов могут отличаться по строению и функциям. Они специализируются для выполнения определенных обязанностей.

Итак, группы животных могут быть различными. Имеются слабо связанные

группы, в которых отсутствуют регуляторные механизмы; у других контроль и регуляция осуществляются в средней степени; наконец, для общественных животных характерен высокий уровень регуляции и объединения. Каким образом образовались такие различия?

В 1951 г. У. С. Элли из Чикагского университета предложил теорию для объяснения эволюции организованных групп. Согласно его теории, общества образовались в процессе эволюции из неорганизованных групп. Последовательность событий, приведшая к образованию обществ в процессе эволюции, была, по его мнению, следующей. Сначала животные образовывали неорганизованные группы, чтобы удовлетворить свои основные потребности. Если индивидуумы, принадлежавшие к таким группам, выжили лучше, чем животные-одиночки, появлялась тенденция к закреплению таких групп. Затем любые приспособления к общественной жизни, развивавшиеся в процессе эволюции у членов этих групп, становились частью общественного поведения и начинали играть роль регулирующего механизма в жизни группы. Согласно теории Элли, отношения кооперации между индивидуумами благодаря процессу естественного отбора привели постепенно к образованию специализированных типов животных в группе.

431

Таким образом, из неорганизованных популяций могло развиваться общество.

Теперь становится понятным построение этой главы. Мы должны собрать доказательства, подтверждающие гипотезу Элли о том, что общество распределяет выполняемую им работу между своими «специалистами».

Чтобы проделать это, мы рассмотрим проблемы, стоящие перед обществом, и природу тех сложных процессов, с помощью которых осуществляются координация и контроль. Мы должны искать факты, которые показывали бы, что общество — это развивающаяся биологическая единица.

29—2. Структура группы, основанная на половых различиях. Разделение «труда» между членами группы может быть связано с их полом. Например, в семье человека мать вскармливает малышей, нянчит детей и готовит пищу для всей семьи. Все это включает выполнение

специфических обязанностей: шитья, стирки, уборки и многих других. У отца другие обязанности. Он обеспечивает пропитание и жилище для семьи, а в опасные моменты защищает ее. Конечно, какую-то работу они делают вместе. Оба могут участвовать в воспитании детей и выполнять много другой необходимой домашней работы в семье. Но основное отличие остается. Их роль в жизни семьи различна, и это различие связано с полом. Эта связь роли в семье с полом является результатом анатомических различий между полами и особенностей цикла размножения у человека.

Женщина непрерывно связана с детьми, с момента их зачатия до рождения и в течение всего детства.

Мужчина слабее связан с детьми и анатомически более приспособлен для того, чтобы обеспечивать пищу и жилище для семьи.

Разделение труда в семье основано на половых различиях, однако его не надо смешивать с разделением труда в обществе. Например, у людей имеется общественное разделение труда, помимо разделения труда в семье. В США есть фермеры, механики, солдаты, врачи, ученые, руководители правительства и многие другие общественные деятели. Это разделение труда до некоторой степени не зависит от семейных отношений и пола человека¹.

29—3. Структура группы, основанная на особенностях строения индивидуумов. У многих общественных насекомых (муравьев, ос, пчел и термитов) разделение труда развилось настолько, что строение тела животных приспособлено к выполнению определенной, входящей в их обязанности работы (рис. 29—1). У этих насекомых самка, которая воспроизводит членов общества, имеет увеличенное брюшко. Рабочие термиты, которые собирают пищу, строят и восстанавливают гнездо и выкармливают личинок, отличаются друг от друга по размерам. Они могут быть маленькими, средними и крупными и выполнять работу в соответ-

ствии со своими размерами. «Солдаты», защищающие термитник, снабжены различными средствами защиты и нападения. Они имеют крепкий панцирь, большие и мощные челюсти и способны сильно кусаться. В некоторых случаях они выделяют токсические химические вещества, которые действуют подобно ядовитому газу. Такое общество называют **кастовой системой**, потому что оно состоит из нескольких **каст**, или групп. Члены каждой касты имеют определенное строение тела, приспособленное для выполнения определенной работы.

В качестве другого примера кастовой системы рассмотрим семью медоносных пчел. У медоносной пчелы имеется три касты: царица (матка), трутни и рабочие пчелы (рис. 29—2). Матка и трутни выполняют только функцию размножения. Трутни дают сперму, матка откладывает яйца. Рабочие пчелы выполняют все остальные работы в улье. Животные, принадлежащие к различным кастам, имеют различное строение тела, соответствующее выполняемым ими специальным функциям.

Матка и трутни имеют репродуктивные органы, которые занимают большую часть тела. Репродуктивные органы трутня расположены так, что вся сперма может немедленно поступать в половой тракт матки. Репродуктивный тракт матки устроен так, что она может воспринимать и хранить в течение всей жизни сперматозоиды, полученные при единственном оплодотворении.

Так как ни матка, ни трутни не участвуют ни в сборе, ни в переработке пищи, отбор не способствовал развитию у них органов, связанных с этими видами деятельности. У матки и трутней эти органы редуцированы или отсутствуют. Пищеварительная система уменьшена в размерах. Челюсти, ножки и волоски на теле не приспособлены у них для сбора пищи, в отличие от рабочих пчел. У матки органы чувств, особенно усики, уменьшены в размере. У трутней дело обстоит иначе. Трутень должен поймать летящую матку, чтобы оплодотворить ее; вследствие этого отбор способствовал сохранению у трутней хорошо развитых органов чувств, длинных усиков и сильных крыльев.

Рабочие пчелы собирают пищу, вырабатывают воск, выводят и защищают по-

¹ Еще раз напомним, что отношения индивидов в популяциях животных и растений и социальные (в том числе и внутрисемейные) отношения в человеческом обществе качественно различны и не могут быть сравнимы, т. к. их основы различны. (Прим. ред.)

томство и выполняют всю работу в улье. У этой касты отбор сохранял работников с особым образом измененным строением рта и ножек и специальными железами для выполнения перечисленных задач. Благодаря существованию специфических приспособлений в строении тела индивидуумов каждой касты эффективно выполняются различные виды работ, необходимые для обеспечения жизни пчелиной семьи в улье.

29—4. Структура группы, основанная на особенностях поведения индивидуумов. Разделение труда у многих позвоночных, включая человека, не связано с существованием таких анатомически обособленных каст. Обычно в состав группы таких животных входят зрелые самцы, зрелые самки, детеныши и молодняк. И обычно все они не отличаются по внешнему виду друг от друга, за исключением половых различий. Разделение труда в группе определяется общественным поведением разных животных. Поведение и способности определяют руководителей, вожakov, часовых и опекунов в группе. Все они представляют собой некие единицы, между которыми возникают отношения сотрудничества, и таким образом создается общество как единое целое. Такой тип организации и структуры группы можно обнаружить в описании стада бабуинов, данном Филиппом: «Часовые чрезвычайно чутки и различают малейший шум, запах, появление че-

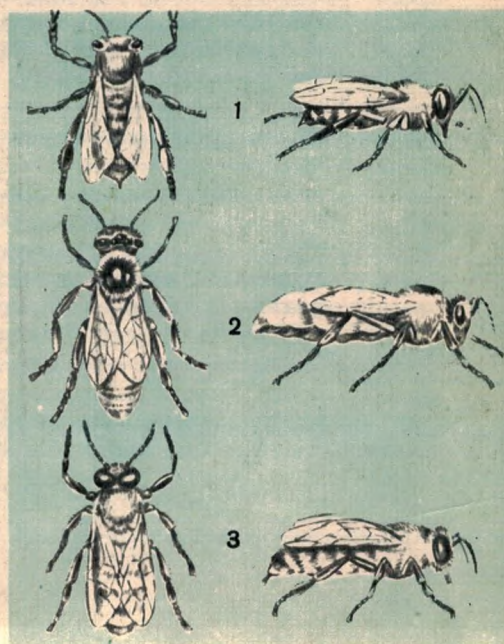
ловека или леопарда... Часовыми часто являются наиболее крупные и сильные самцы группы, исключая, конечно, настоящего вожака группы. Несмотря на близость опасности, они часто остаются на своем посту, издавая звук «вау-вау» — типичный сигнал опасности, гортанный и тревожный. Когда эти предупреждения достигнут ушей вожака, он немедленно собирает остальных членов группы, выстраивает самцов в тылу и по сторонам группы, а самок с детенышами либо впереди группы, либо за ограждением из самцов. Сам он ведет группу или идет в тыл, в соответствии с планом битвы и степенью опасности. Когда положение становится слишком опасным для стражей, они отбегают на короткое расстояние, занимают положение на каком-либо возвышении и подают дальнейшие сигналы вожаку».

● Структура некоторых групп животных (например, семьи) определяется анатомическими различиями между самцами и самками. У общественных животных структура группы не может быть обусловлена просто половыми различиями. В некоторых обществах, например у общественных насекомых, у членов группы образовались в процессе эволюции специальные анатомические приспособления для выполнения определенных работ. В других обществах не существует анатомических раз-

433

29—1. «Царица» термитника находится в своей собственной камере; заметьте ее увеличенное брюшко. «Король» находится слева, над ним — «солдат» со своим «разбрызгивающим ружьем», которое может разбрызгивать ядовитые вещества.

29—2. Работа, выполняемая роем медоносных пчел, распределена между тремя кастами: маткой, трутнями и рабочими пчелами: 1 — рабочая пчела; 2 — матка; 3 — трутень.



личий между членами группы. Для членов таких обществ характерно наличие определенных особенностей поведения, способствующих выполнению ими специфических функций.

◆ **Проверьте себя**

1. Почему животные образуют группы? 2. Почему общество является особым типом популяции?
3. Приведите пример анатомического приспособления к жизни в обществе. 4. Приведите пример приспособления поведения к жизни в обществе.
5. Что такое кастовая система?

Приспособления к общественной жизни

434

29—5. Проблемы, стоящие перед обществом. Общество, как и клетка или организм, представляет собой самоподдерживающуюся биологическую единицу. Оно должно получать из окружающей среды необходимую для жизни энергию. Оно должно сохранять эту энергию от расхищения ее живыми организмами других видов. Оно должно использовать эту энергию для выживания и самовоспроизведения.

Общество удовлетворяет все эти потребности благодаря приспособлениям к общественной жизни. Эти приспособления связаны с существованием кооперативных отношений (отношений сотрудничества) между членами группы. Общество животных собирает пищу, защищает и вскармливает потомство. Оно выживает как целое потому, что определенные виды работы выполняют определенные члены группы. Во многих отношениях общество напоминает завод. У каждого рабочего есть свое определенное задание, и каждый должен его выполнить, чтобы фабрика была продуктивной. Чтобы общество выжило как целое, необходимо развитие специальных приспособлений к общественной жизни для разрешения двух основных проблем. Во-первых, обществу нужны приспособления, для того чтобы преодолеть те недостатки, которые возникают при объединении животных в группу. Во-вторых, в число этих приспособлений должна входить система для координации деятельности членов общества. Это подразумевает существование системы связи членов группы друг с другом. Без такой системы члены группы не смогут

эффективно сотрудничать друг с другом. Рассмотрим кратко эти две проблемы.

Образование групп дает множество благоприятных эффектов. Происходит сближение животных разного пола, необходимое для размножения. Возникает возможность специализации. Соответствующие особи проявляют свои способности в качестве вожаков, стражей, защитников группы. Другие могут специализироваться на добывании пищи, выкармливании и воспитании потомства. В сумме действие всех этих приспособлений должно приводить к более эффективному удовлетворению потребностей целой группы животных. Хотя образование групп и обеспечивает указанные преимущества, оно же приводит к некоторым неудобствам. Когда организмы скапливаются в группе, возрастает конкуренция за пищу, партнеров по размножению. Возрастает число драк и столкновений между членами группы и растет уровень напряженности в группе. В результате этого часть энергии, которая могла бы использоваться для выживания группы, непроизводительно растрачивается. Пока у группы нет приспособлений к общественной жизни, часть ожидаемых преимуществ, связанных с объединением в группу, не реализуется. В дальнейшем будет показано, как группы сталкиваются с этой проблемой и решают ее.

Только животные, собравшиеся в группу, могут организовать. Но преимущества создает организация, а не простое образование группы. Необходим какой-то механизм для координации деятельности одного животного с деятельностью другого. Для того чтобы поведение животных было координировано, нужно, чтобы у них были хорошо развиты органы чувств. Насколько мы знаем, только посредством зрения, слуха, обоняния (передачи воспринимаемых запахов), вкуса и осязания животные могут обмениваться информацией друг с другом¹.

Без передачи и расшифровки информации невозможна координация. Некоторые замечательные примеры использования животными своих органов чувств для передачи точной информации

¹ Выясняется, что важную роль в общении организмов могут играть электрические и магнитные явления, а также силы гравитаций. (Прим. ред.)

будут приведены в этой главе. А сейчас рассмотрим приспособления, способствующие решению двух основных проблем, стоящих перед группировкой, и то, как эти приспособления координированы, чтобы обеспечить выживание группы в целом.

29—6. Иерархия в обществе. В любой армии рядовой подчиняется ефрейтору, ефрейтор — сержанту, сержант — лейтенанту и так далее, по восходящей линии. Солдат должен подчиняться, и ему надо твердо знать это. Благодаря такому последовательному подчинению в армии поддерживается дисциплина и сохраняется ее единство. Такая организация индивидуумов в виде ряда уровней называется **социальной иерархией**. Это цепь необходимого подчинения одних индивидуумов другими. Нечто подобное наблюдается и в обществах животных.

В Америке первые исследования отношений господства и подчинения в обществах животных были предприняты У.С. Элли в Чикагском университете. Он и его студенты исследовали эти отношения в группах цыплят и у других птиц. Эти работы послужили толчком к поискам подобных отношений в других обществах животных. И теперь известно, что социальная иерархия существует в обществах рыб, ящериц, грызунов, плотоядных и копытных животных.

Классические эксперименты Элли с цыплятами и голубями послужили образцом для исследования отношений господства и подчинения. Познакомимся с некоторыми из его экспериментов и посмотрим, что ими было показано.

Исследования стали возможными благодаря использованию цветных полос на ногах и других отметок, с помощью которых наблюдатель мог узнавать различных животных. По-видимому, сами птицы узнают отдельных членов группы без таких искусственных опознавательных знаков. Показателем положения в обществе (у цыплят) может служить количество раздаваемых и получаемых ударов клювом или реакция цыплят на угрозу такого удара. Поэтому общественная иерархия у птиц часто рассматривается как порядок раздачи ударов. Когда два цыпленка встречаются впервые, то либо происходит драка, либо один уступает другому без драки. Если один из двух еще не достиг зрелости, в то время

как другой уже совершенно развит, старшая птица обычно господствует. Поэтому при встрече этих двух, один, владеющий правом раздавать удары, т. е. правом клевать другого, не получая ответа, использует свое право, за исключением тех случаев, когда он может натолкнуться на успешный отпор, что изредка случается у цыплят.

Затем Элли подобрал группу из 13 коричневых молодых кур-леггорнов и в течение 60 дней тщательно отмечал, кто кого клюет в этой группе. Его результаты суммированы на рисунке 29—3. Знак «+» означает, что цыпленок, расположенный в вертикальной колонке слева, клюет цыпленка, находящегося в верхнем горизонтальном ряду. Например, можно видеть, что цыпленок *A*, находящийся в левой колонке, клюет всех остальных цыплят в группе. Подобным же образом цыпленок *B* клюет всех остальных цыплят, кроме цыпленка *A*.

Рассматривая эту диаграмму, можно обнаружить, что имеется единая организующая линия вниз от цыпленка *A* до *G*. Цыпленок *A* клюет всех цыплят в группе; цыпленок *B* клюет всех, кроме цыпленка *A*, и т. д. Вслед за цыпленком *G* образуется треугольник. Как видно, *H* клюет *I*, *I* клюет *J*, а *J* клюет *H*. Хотя между этими цыплятами *H*, *I*, *J* образуется треугольный порядок раздачи ударов, каждый из них сохраняет свой порядок относительно оставшихся птиц *K*, *L*, *M*. Элли говорит об этом треугольнике, что такие отклонения являются не столь уж исключительными даже в хорошо установившейся группе. Птицу, которая является птицей *A* в курятнике (т. е. первой в отношении права раздавать удары), может безнаказанно клевать какой-нибудь нижестоящий член этой группы, хотя его и клюют многие птицы, над которыми *A* имеет ясно выраженное превосходство. Это противоречие может быть связано с тем, что этот нижестоящий цыпленок встречал сначала цыпленка *A* в прошедшие дни, добился преимущества в первом столкновении и с этого времени сумел сохранить его с помощью установившегося таким образом психологического господства.

Такой тип доминирования по признаку раздачи ударов, при котором наблюдается единая линия организации со случайными отклонениями типа треугольни-

ка, характерен не только для коричневых леггорнов. На цветной таблице 36 показана иерархия в отношении раздачи ударов среди белых леггорнов.

Не у всех птиц имеется такая четкая иерархия в отношении раздачи ударов, как у леггорнов. В стаях голубей, вяхирей, канареек, длиннохвостых попугаев существует более подвижный тип общественной организации. Это можно проиллюстрировать с помощью одного из экспериментов Элли со стай из 14 белых королевских голубей. Он обнаружил в этой стае, что контакт двух птиц не приводит к тому, что одна птица постоянно доминирует над другой. В серии столкновений птица может иногда выигрывать, иногда проигрывать.

Рассмотрим 5 голубей, которые в отношении права раздавать удары находятся на низших ступенях иерархической лестницы в этой стае из 14 голубей. Отношения между ними показаны на рисунке 29—4.

436

Рассмотрим внимательно диаграмму на рисунке 29—4. Она показывает, что голубь А клюнул голубя Б 10 раз, а тот клюнул А и заставил его отступить 9 раз. Голубь Б клевал голубя В 13 раз, а голубь В клюнул голубя Б 4 раза. А побе-

дил 10 раз и проиграл 7 раз при столкновениях с голубем В. Голубь В в свою очередь победил 10 раз и проиграл 7 раз при встрече с Г. Голубь Г в свою очередь почти равен голубю А (8 побед и 7 поражений) и преимущественно выигрывает в своих встречах с голубями Б и Д.

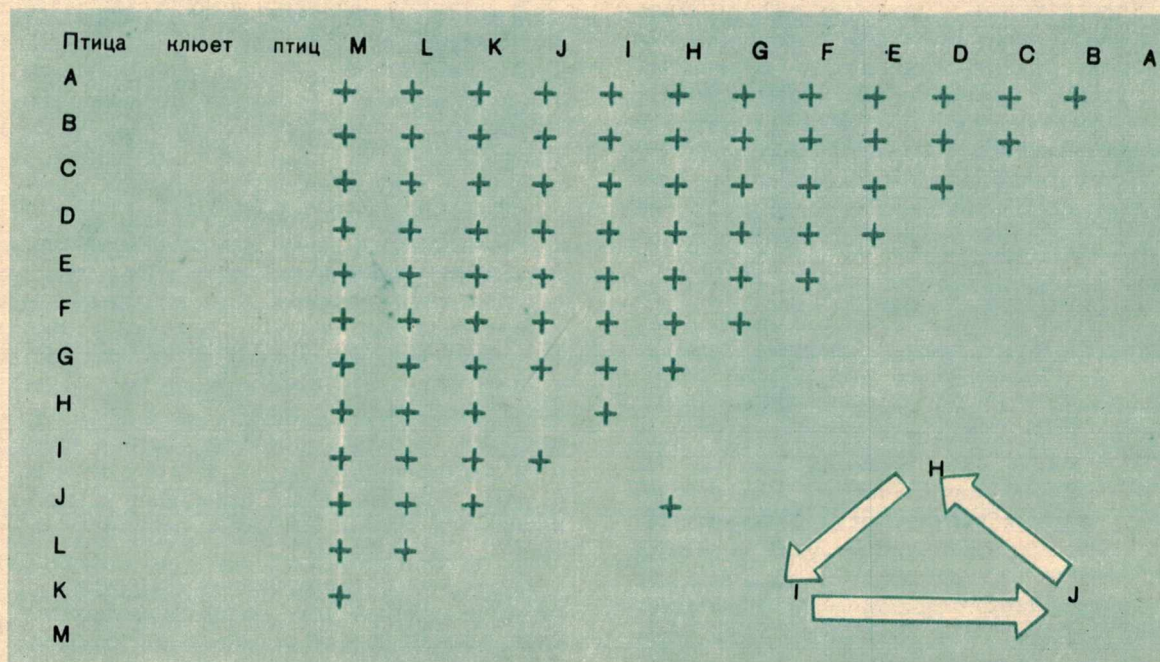
Однако в стаях, организованных подобно этим голубям, часто трудно решить, какая птица стоит выше на общественной лестнице. Важно отметить, что в этом случае нет и речи об абсолютном доминировании одной птицы над другими птицами.

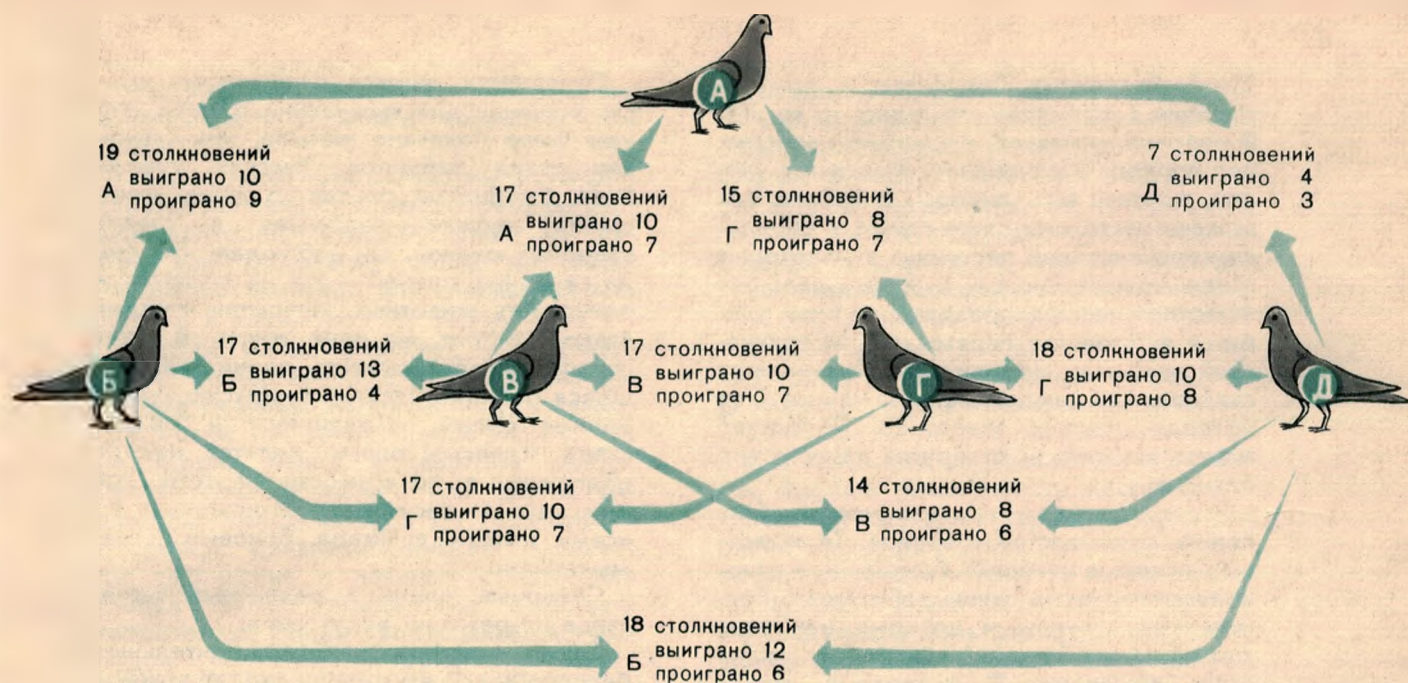
Если рассмотреть все столкновения за период наблюдения, оказывается, что по крайней мере один раз при столкновениях данной пары побеждает птица, которая обычно проигрывает.

Возникает впечатление, что в этой стае общественная иерархия не так строга, как в группе цыплят. При достаточно длительном наблюдении можно установить, какая птица в каждой группе побеждает в большем числе столкновений, но результат следующей встречи между двумя особями нельзя предугадать.

Мы не предлагаем объяснения того, почему определенная птица достигает

29—3. Диаграмма, показывающая иерархию в группе коричневых кур-леггорнов.





29—4. Отношения в стае голубей регулируются посредством парных контактов между птицами.

высокого или низкого положения. Этот вопрос требует постановки новых экспериментов. Составляя группу из птиц, обладающих определенными признаками, исследователи могут идентифицировать множество факторов, определяющих высокое положение птицы на иерархической лестнице. В общем, более крупная, сильная и зрелая птица выигрывает при столкновении с другой, более слабой. Самцы доминируют над самками, птицы, имеющие птенцов, побеждают птиц без птенцов. Болезненность предрасполагает животное к проигрышу, а постоянные победы — к доминированию. Это старая история, и ничто так не способствует успеху в будущем, как успех в прошлом. Место, в котором происходит первое столкновение, часто влияет на его исход. Животные, находящиеся на хорошо знакомой территории, побеждают пришельцев. Однако, если животные находятся в окружении других особей своего вида, они иногда побеждают и в незнакомом окружении.

Определенную роль в исходе парных встреч играет и наследственность. В смешанной группе одни породы постоянно побеждают другие.

Обнаружено, что введение мужских гормонов повышает положение животного

го на иерархической лестнице. Множество других факторов также играет роль в установлении отношений господства и подчинения.

Иерархия является одним из приспособлений поведения к общественной жизни, помогающим строить и регулировать общество как целое. Но каким образом? Как может поведение, основанное на драках и конкуренции одного животного с другим, приводить к установлению отношений сотрудничества? На этот вопрос есть несколько ответов. Во-первых, хотя установление отношений господства и подчинения связано с парными столкновениями и драками, когда порядок уже установлен, агрессивность членов группы уменьшается. Во-вторых, порядок раздачи ударов определяет и порядок, в котором животные получают пищу и партнеров для размножения. Это также уменьшает число драк. И наконец, общественная иерархия влияет на распределение животных по территории и гарантирует, что индивидуум может обеспечить свою жизнь.

По всем названным выше причинам общественная иерархия уменьшает расход энергии и координирует деятельность группы как целостной биологической единицы.

29—7. Лидерство. Лидерство и доминирование в обществе не одно и то же. В колонии муравьев, насколько известно, нет порядка в отношении нанесения ударов, но там есть лидеры. В группе кур вожаки часто находятся где-то в середине иерархической лестницы. У некоторых групп млекопитающих вожаком является животное «альфа», раздающее всем удары, т. е. стоящее первым на иерархической лестнице. Не всегда вожак — самое сильное, или самое быстрое, или идущее впереди группы животное. Лидерство может зависеть и от других качеств животного.

Вожак в стаде — тот, кто может обеспечить руководство в группе. Те животные, которые наиболее бдительны в отношении опасности, лучше заботятся о благополучии группы и которые наиболее способны избежать опасности, могут стать вожаками. В некоторых стадах млекопитающих, например у шотландских красных оленей, вожаками являются старые опытные самки. В других группах, например в обществах макак-резусов, вожаком является опытный и агрессивный самец. У обезьян-ревунов в Зоне Канала имеется группа самцов-вожаков в стаде. Лидерство основано на чем-то более важном, чем сила. Оно включает защиту других и внимание к ним, а также взаимозависимость между вожаком и ведомыми. Вожака не будет, если другие не захотят следовать за ним (цветн. табл. 37).

Желание следовать за вожаком — это уже появление общественных навыков у молодняка¹.

Подготовка молодых животных к их последующим ролям в группе отражается в их играх. Возможно, вы видели молодых ягнят, играющих «следующих за вожаком». Некоторые олени играют в пятнашки очень похоже на то, как играли вы в детстве. Они гоняются друг за другом и касаются друг друга передними ногами. Такие игры означают начало установления отношений доминирования и ролей вожака и ведомого.

¹ В этих фразах сквозит преувеличение значения индивидуальных («волюнтаристских») побуждений животных. Как показали физиологи, особенно И. П. Павлов, даже у таких высокоорганизованных животных, как млекопитающие, поведение в стаде в основном подчинено «стадному рефлексу». (П р и м. р е д.)

Отношения «вожак — ведомые» имеют значение для выживания группы. Это уже было показано раньше, при описании стада бабуинов. Русский ученый В. М. Сдобников описал сходные отношения «вожак — ведомые» в стадах северных оленей. Он наблюдал, что стада северных оленей — это не просто совокупность животных. Напротив, каждое стадо состоит из двух групп. В одну группу входят краевые олени, находящиеся по краям стада, в другую — срединные олени, находящиеся в центре стада. Краевые олени делятся на три подгруппы в зависимости от того, где они идут и пасутся по отношению ко всему стаду — авангард, боковые и замыкающие.

Северные олени в различных частях стада по-разному ведут себя.

Олени авангарда наиболее бдительны и беспокойны. В эту группу входят вожаки, если они есть у стада. Олени, идущие по бокам стада, робки и беспокойны, они могут иногда покидать стадо. Замыкающие олени обычно спокойны и редко отходят от стада. Находящиеся в середине олени также спокойны и миролюбивы.

Итак, общественная жизнь животных основана на согласованном поведении, например на отношениях типа «вожак — ведомые».

29—8. Территориальность. Каждому живому организму необходимо определенное пространство, чтобы жить. Это пространство должно быть достаточным для того, чтобы удовлетворять потребности животного в пище, быть подходящим для размножения и удовлетворять другие жизненные потребности. Если популяция увеличивается, а занимаемая ею территория остается прежней, особи в популяции располагаются все теснее. Затем перенаселенность становится уже серьезной опасностью.

Существуют факторы, регулирующие занимаемое индивидуумами пространство. Благодаря их действию не возникает перенаселенности.

Одним из таких факторов является **территориальность**. Большинство животных живет в определенной области, называемой **гнездовым участком**. Если часть этой области животное защищает, то защищаемый участок называют **территорией**.

Человек в государстве имеет права собственности и может защищать эти права¹.

Многие животные привязаны к определенным местам. Они метят границы своей территории, которая служит им местом для добывания пищи, постройки гнезда или жилища, для спаривания или отдыха, и защищают эту территорию.

У птиц самец занимает подходящее место перед началом брачного сезона. Громко распевая на какой-нибудь заметной ветке, он хочет предупредить, что территория занята, и защитить ее от самцов-чужаков своего или других видов. Если самка находит эту территорию и самца привлекательными, происходит спаривание и начинается постройка гнезда. Самец продолжает защищать территорию, пока воспитывается выводок.

Различные типы поведения птиц при защите территории показаны на цветной таблице 38. Объясните, как каждый из этих способов помогает кулику или зуйку защищать свою территорию.

Для обезьян-ревунов забота о территории является делом всей группы. Ревуны передвигаются семьями, в которых может быть от 4 до 35 обезьян. В среднем семья содержит около 17 обезьян. Каждая семья имеет территорию, которую она охраняет для совместного пользования, но границы территории очерчены приблизительно, и она часто перекрывается с территорией соседней семьи. Каждое утро семьи начинают с ритуального рева. Таким образом они оценивают расстояние до соседней семьи. Это расстояние помогает им определить свою территорию. Если сходятся две семьи, начинается громкое вокальное состояние с ревом и запугиванием с обеих сторон.

Шум обычно служит эффективным средством для того, чтобы семьи держались вдали друг от друга.

¹ Все параллели между общественным устройством и организацией популяций животных натыканы и касаются лишь поверхностного сходства явлений. Если «общества» животных и растений организуются на основе открытого Дарвином принципа естественного отбора и борьбы за существование, то человеческое общество качественно отлично от группировок организмов и регулируется открытыми К. Марксом принципами. (Прим. ред.)

Известный английский естествоиспытатель Ф. Ф. Дарлинг два года изучал общественное поведение шотландских красных оленей. Он обнаружил, что у этих оленей существует территория, на которой они пасутся. Летом стада движутся вверх по склонам гор, а зимой спускаются в долины. Однако каждому оленю принадлежит определенная территория. Дарлинг поставил простой эксперимент. Он насыпал зерно на определенное место каждый вечер. Через месяц какие-то олени нашли зерно и начали поедать его. Когда олени привыкли кормиться на этом месте, Дарлинг начал менять место, на котором он оставлял зерно. Каждый раз олени находили зерно. Наконец, в один вечер он оставил зерно за мелким ручьем, который олени могли легко перейти. На следующий день зерно все еще оставалось на месте. Дарлинг сделал вывод, что этот ручей служил границей их территории; теперь зерно уже не находилось в их зоне.

В некоторых отношениях такой тип поведения, когда животные «отмечают границы» территории, сходен с отношениями господства и подчинения и отношениями «вожак — ведомые». Все три типа возникают в результате парных контактов, и взаимодействия одного животного с другим и имеют значение для выживания группы. Положительное значение территориальности состоит в том, что она предупреждает перенаселенность. Благодаря распределению пространства уменьшается количество драк и бесполезная потеря энергии.

29—9. Способы общения пчел. В обществах животных существуют способы координации деятельности членов данной группы. Без них разделение труда было бы бесполезным. Необычные пути, с помощью которых такая координация осуществляется в различных обществах, — одна из наиболее занимательных страниц биологии, и, чтобы рассказать о них, потребовалась бы целая книга. Здесь мы затронем лишь небольшую часть этой темы, рассказав о способах связи у медоносных пчел.

В серии простых экспериментов Карл фон Фриш из Мюнхенского университета сумел показать, что у пчел есть своеобразный «язык». Без слов или звуков они способны обмениваться подробной информацией (цветн. табл. 39).

Если чашку с сахарным сиропом поместить на некотором расстоянии от улья, может пройти много часов, прежде чем какая-либо пчела найдет ее. После того как какая-нибудь пчела-разведчица найдет ее, сотни пчел появляются у чашки. Это простое наблюдение заставило Фриша предположить, что разведчица каким-то образом передает другим пчелам информацию о местоположении источника пищи.

Фриш хотел понять, как разведчица может сообщить другим пчелам улья сведения о присутствии пищи в том или ином месте. Он сконструировал специальный улей, в котором поверхность сотов можно видеть через окошко, и использовал этот улей для следующего эксперимента.

Сироп помещали приблизительно в 10 м от улья. Пометив цветной краской пчелу, побывавшую у чашки с сиропом, Фриш спешил к улью, чтобы ждать возвращения меченой пчелы и наблюдать за ее поведением. Вернувшуюся в улей меченую пчелу окружили другие пчелы.

440 Следя за движением меченой пчелы среди немеченых, Фриш наблюдал необычные формы ее поведения. Меченая пчела исполняла круговой танец, как называл его Фриш. Она бегала мелкими кругами, сначала вправо, затем влево, повторяя их снова и снова, и двигалась в другую часть улья, чтобы там повторить танец (цветн. табл. 39). Через короткое время некоторые рабочие пчелы покидали улей, и вскоре место у чашки с сиропом оказывалось заполненным прилетевшими насекомыми. Вернувшись домой, эти новые пчелы исполняли тот же танец. Чем больше было танцующих пчел, тем больше пчел появлялось у кормушки. Для Фриша стало ясным, что имеется связь между характером танца и расположением источника пищи.

Как же танцующие пчелы сообщают сведения зрителям? Фриш предположил, что пчела должна передать два типа сведений: направление и расстояние до источника пищи.

Чтобы проверить гипотезу о том, что танец содержит информацию о направлении, в котором находится источник пищи, Фриш помещал чашку с сиропом в 10 м от улья к югу или востоку, северу или западу. В каждом случае танец был одинаковым. Это наводило на мысль, что

круговой танец означает, что пища находится по соседству с ульем. Дальнейшие эксперименты показали, что запах цветков помогает определить местонахождение пищи, и эта информация передавалась другим пчелам, если пища находилась достаточно близко от улья.

Прошло несколько лет, прежде чем Фриш смог решить следующую часть этой загадки. Как велика та область, на которую распространяются разведывательные полеты пчел, и как пчелы передают информацию о новом местонахождении пищи, даже более чем в 10 м от улья? Эти вопросы подсказали новую серию экспериментов, в которых использовались два места кормежки. Одну чашку с сиропом помещали в 10 м, а другую — в 300 м от улья. Оба участка посетили рабочие пчелы из экспериментального улья, которые были соответствующим образом помечены. Фриш обнаружил, что пчелы, помеченные у ближней чашки, исполняют круговой танец, а все пчелы, вернувшиеся от удаленной чашки, танцевали иначе.

Новый танец он назвал вихляющим танцем. В улье вернувшаяся пчела движется на короткое расстояние по прямой линии, быстро виляя в то же время брюшком из стороны в сторону. Затем она делает поворот на 180° влево и снова движется прямо вперед, затем поворачивается на 180° вправо. Таким образом, движения пчелы складываются в восьмерку, как показано на таблице 39. Этот танец повторяется снова и снова. Два типа танцев были связаны, по-видимому, с расстоянием до источника пищи, но не с характером пищи.

Эти наблюдения вызвали постановку другой серии экспериментов. Фриш постепенно увеличивал расстояние между местом кормежки и ульем до 6 км. Он заметил, что число поворотов в единицу времени различно у танцующих пчел, вернувшихся с разных расстояний (рис. 29—5). Если пища находилась на расстоянии 100 м, пчела за 15 секунд делала 9—10 восьмерок, при расстоянии в 200 м — 7 восьмерок, при расстоянии в 1 км — 4½, а при расстоянии в 6 км — всего 2. По-видимому, пчелы в улье могут приблизительно установить, как далеко им надо лететь, чтобы достичь источника пищи, по скорости, с которой делают повороты танцующие пчелы.

Хотя вихляющий танец и показывает, какое расстояние до источника пищи, но как узнать, в каком направлении должны лететь пчелы? Фриш, наблюдая за танцами, обнаружил, что направление движения по прямой линии, т. е. направление поперечной оси восьмерки, меняется в различное время дня. Более тщательные наблюдения показали, что направление движения по прямой в танце всегда изменяется приблизительно на тот же угол, на который продвинулось солнце на небе. Изменения в этой части танца могут содержать указания о направлении. В нормальном улье пчела танцует на вертикальных медовых сотах внутри темного улья. Поскольку пчелы не могут видеть положения солнца, необходимо, чтобы действовали какие-то другие факторы. Обычно вихляющий танец происходит не на горизонтальной, хорошо обозреваемой площадке, а внутри темного улья, на вертикальной поверхности сотов. Здесь танцующая пчела использует замечательный способ, сообщая товарищам о точном азимуте направления по отношению к солнцу. Не видя положения солнца, она использует направление силы тяжести. Положение пищи по отноше-

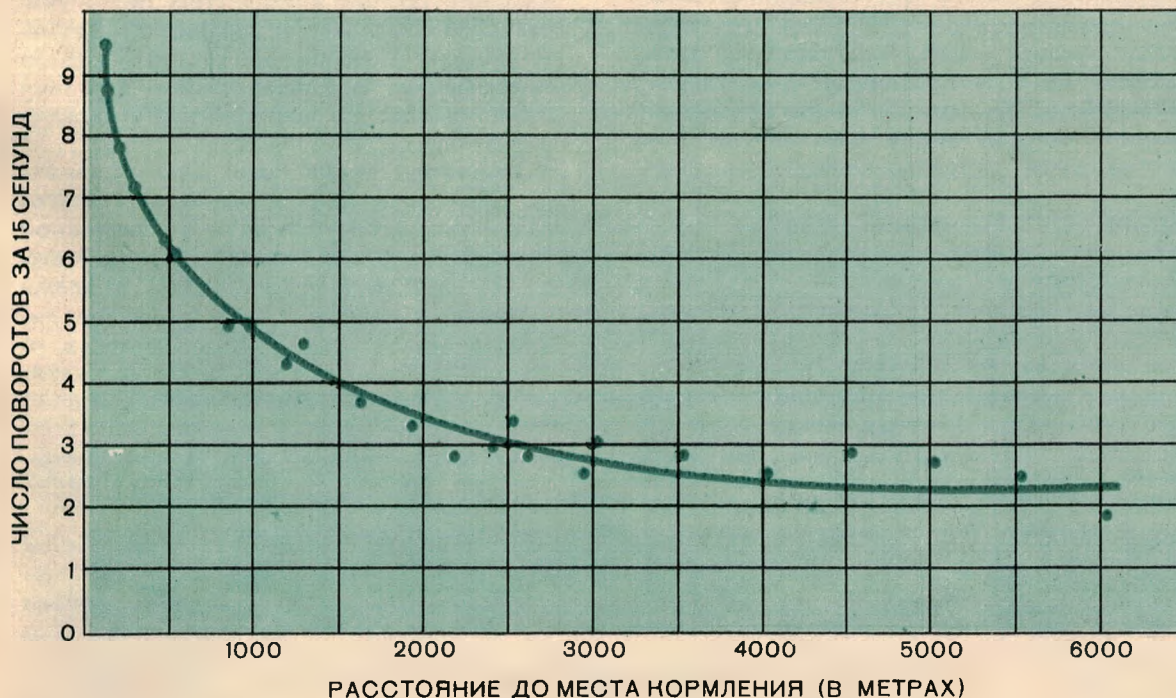
шению к солнцу обозначается теперь направлением прямолинейного движения вверх по поверхности сотов. Если танцующая пчела движется прямо вверх, это означает, что место кормежки находится в направлении прямо на солнце. Если цель находится под углом в 40° слева от солнца, поперечная ось восьмерки отклоняется на 40° влево от вертикали. Угол между вертикалью и направлением движения пчелы по поверхности сотов обозначает теперь угол между направлением к источнику пищи и положением солнца. Пчелы, следя за танцором, отмечают направление его движения относительно вертикали и, вылетая из улья, по этому углу определяют направление движения к пище.

Примеры такой связи между направлением танца и движением к источнику пищи показаны на рисунке 29—6. Изучите эту диаграмму, чтобы позднее вы могли решить некоторые простые проблемы.

Но как пчелы определяют местонахождение источника пищи, если солнце закрыто, например, горой или облаками? Эти и другие сходные проблемы в настоящее время тоже решены. Если вы

441

29—5. Отношение между числом поворотов в секунду и расстоянием от улья до места кормежки.





29—6. Вихляющий танец на сотах, происходящий перпендикулярно по отношению к земле, говорит пчелам о том, какое надо взять направление относительно солнца, чтобы найти место кормления.

захотите пополнить ваши знания об этих интересных аспектах ориентации, прочитайте книгу Фриша о пчелах.

Прежде чем мы закончим рассказ об общении пчел, следует рассмотреть эту проблему еще в одном аспекте. В начале этой главы упоминалось, что надо найти доказательства того, что общество представляет собой развивающуюся систему. В осуществлении связи между пчелами мы видим подтверждение этой точки зрения.

Медоносная пчела, как полагают, происходит из Юго-Восточной Азии, Индии и Малайзии. Биологи изучили процессы связи у четырех видов пчел из этих областей. Были выбраны: безжалая пчела (*Trigona irridipennis*), цветочная пчела (*Apis florea*), гигантская пчела (*Apis dorsata*), индийская медоносная пчела (*Apis indica*).

Безжалая пчела общается с пчелами своего гнезда, бегая возбужденно по сотам и толкая намеренно других пчел. Она не танцует и не сообщает никакой информации о расстоянии или направлении до источника пищи. Пчелы, которые сталкиваются с ней, просто замечают запах нектара, идущий от ее тела, и затем вылетают из улья на поиски нектара. Пчелы обычно не скоро обнаруживают источник пищи. Такую систему связи следует рассматривать как очень примитивную, так как передается очень мало информации.

Несколько более эффективна, хотя тоже примитивна, система связи у *Apis florea*. Эти пчелы танцуют на горизонтальной поверхности маленького отдельного сота, который свешивается с верхних ветвей небольших деревьев. Движение по прямой линии в танце совершается под тем же углом к солнцу, под которым пчелы летали к пище. Система связи у этой пчелы более развита, чем у безжалой, так как пчелки *Apis florea* указывают в танце и направление к источнику пищи. Однако они не связывают свою информацию с направлением действия силы тяжести, как европейские медоносные пчелы.

Гигантская пчела уже может делать это. Действительно, у нее есть и круговой, и вихляющий танец на вертикальной поверхности улья. Главное отличие между гигантской и европейской пчелами состоит в том, что поверхность сотов у гигантской пчелы находится снаружи, в то время как соты европейской пчелы находятся в темноте, внутри улья. Значит, гигантской пчеле нужна прямая информация о положении солнца, чтобы передать сообщение о направлении движения к источнику пищи.

Танцы индийской медоносной пчелы очень похожи на танцы европейской пчелы, изученной Фришем. Индийская пчела строит свой улей в темных, защищенных местах, и она также исполняет круговой и вихляющий танец, лишь незначительно

отличающийся от танца европейской пчелы. Ритм его несколько медленнее, и из кругового он превращается в вихляющий при меньшем расстоянии от улья до пищи, чем у европейской пчелы.

Различия в системах связи пчел становятся понятными и полными значения, если рассматривать их как указание на положение в эволюционном ряду. Считая, что эволюция пчел идет от примитивных безжалых пчел к *Apis florea*, а далее к гигантским, индийским пчелам и, наконец, к европейской медоносной пчеле, мы сможем проследить в этом ряду последовательное повышение эффективности передачи информации. Эти исследования, однако, еще недостаточны. Они указывают лишь на общую схему эволюционной последовательности. Сложная система связи лежит в основе разделения труда в муравейнике (рис. 29—7).

29—10. Каким образом приматы общаются друг с другом? Способы общения и поведения исследовались также у диких групп шимпанзе. Самые последние исследования этих животных в естественных условиях были выполнены в 1960—1965 гг. на берегах озера Танганьика, в Центральной Африке. Они показали, что приматы общаются друг с другом несколькими различными способами. Играя, обезьяны издают пыхтящий смех. Когда молодые шимпанзе остаются в одиночестве, когда их что-нибудь пугает, они

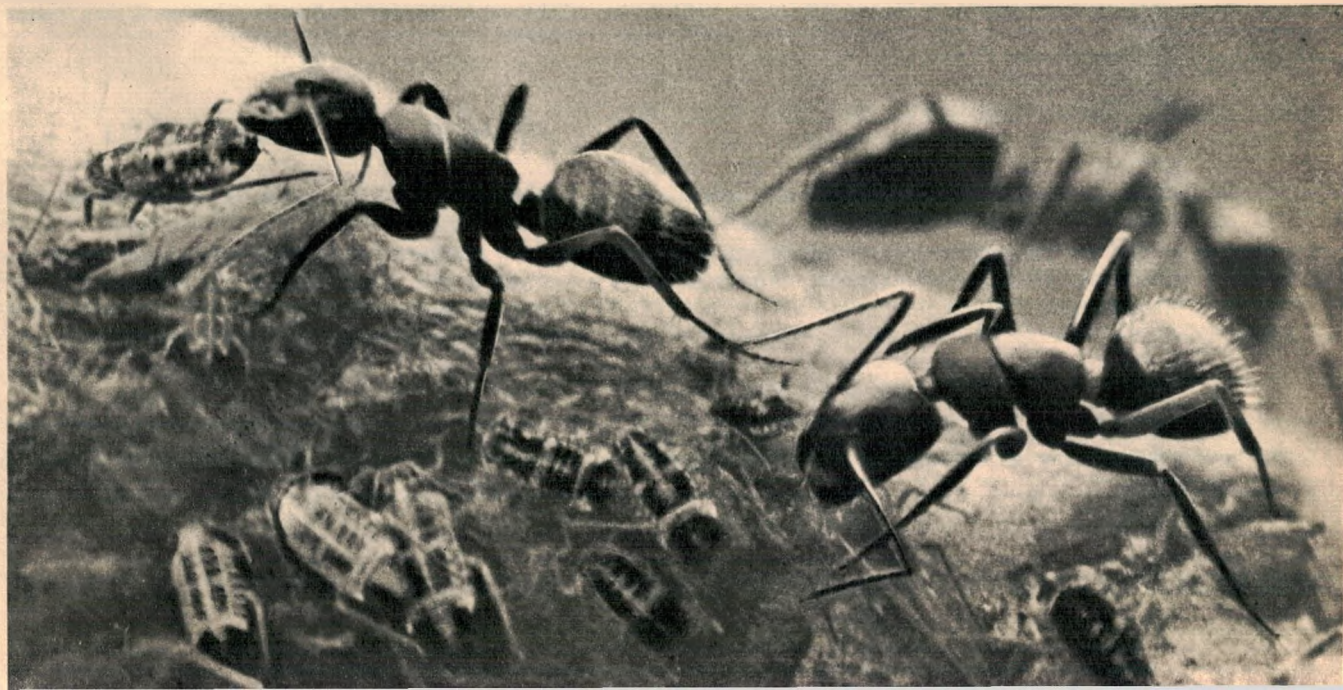
хнычут. Встречаясь после разлуки, обезьяны часто ведут себя, как люди. У них есть звуки, выражающие злобу или ярость, например резкий лай «враа».

Шимпанзе общаются также и с помощью контактов, например прикосновений, выражающих взаимное расположение, или объятий. Они часто ведут себя, как старые друзья, — хлопают друг друга по спине, целуются, обнимаются и даже держат друг друга «за ручки». Кажется, что тактильные контакты расширяют возможности их «голосовой системы» связи. Они выражают согласие, возражение, любовь или дружбу. Однако шимпанзе, по видимому, могут выражать только «общие чувства» и не могут сообщать о конкретных фактах. Например, детеныш шимпанзе, если он ушибся, может кричать и корчиться от боли, а его мать, не понимая, в чем дело, будет его обнимать и прижимать к себе, усиливая неприятные ощущения детеныша. Человеку, наблюдавшему эту сцену, причина беспокойства детеныша будет очевидна. Для матери-шимпанзе — нет.

Человек живет в наиболее высокоорганизованном обществе. Такая организация оказалась возможной благодаря наиболее абстрактной из систем общения, известной в животном мире. Все виды информации — общие и частные — распространяются в человеческом обществе среди индивидуумов и передаются из поколения в поколение. Для связи между людьми

443

29—7. Муравьи за «выдавливанием» тлей. Усиками-антеннами рабочие муравьи щекочут тлей за бока, пока те не отдадут капельку сладких выделений. Другие муравьи несут эти капельки в муравейник для вскармливания личинок и взрослых муравьев.



ми используется, как известно, широкое многообразие письменных и речевых символов. Люди пользуются также разнообразными контактами вроде тех, которые в ходу у шимпанзе. Человечество широко использует все формы чувств и приборы, расширяющие возможности восприятия. Эта сложная система общения обеспечивает возможность существования высокоорганизованного человеческого общества.

● В популяциях возникают специальные приспособления в их структуре и поведении животных, способствующие преодолению затруднений при совместной жизни животных. Такие популяции называют обществами. В обществах поддерживаются определенный порядок и распределение труда с помощью таких регулирующих систем, как кастовая система, иерархия или система «вожак — ведомые».

Размеры жизненного пространства, занимаемого обществом в целом или его отдельными членами, регулируются с помощью такого приспособления, как территориальность.

Регуляторные приспособления в группе могут быть эффективными лишь в том случае, если члены общества способны общаться друг с другом. Так, обмен информацией между пчелами посредством танцев важен для поддержания жизни их общества.

Средства общения в обезьяньем сообществе дают представления о том, как развивались средства общения у людей. Сложное человеческое общество невозможно без эффективной и сложной системы общения. Некоторые специалисты считают, что человек, подобно животным, проявляет территориализм, стремление к господству и склонность приспосабливаться к роли ведущего или ведомого. Если это свойство у животных в некоторой степени инстинктивно, в той же мере оно, вероятно, инстинктивно и у человека и коренится в его отдаленном эволюционном прошлом¹.

¹ Отношения в человеческом обществе, покоящиеся на использовании речи (второй сигнальной системы), качественно отличаются от связей, возникающих в популяциях животных. (Прим. ред.)

В следующей главе мы рассмотрим некоторые биологические проблемы, которые человек создал и продолжает создавать в своих отношениях с окружающей средой.

◆ Проверьте себя

1. Каковы некоторые способы связи, развившиеся у различных животных? 2. Каковы доказательства существования иерархии в группах животных? 3. Какие проблемы возникают при жизни животных в ограниченной области? 4. Какие имеются доказательства существования связи и сообщения у пчел? 5. Какие факторы определяют положение вожака в группе животных? 6. Каково значение территориальности как приспособления к совместной жизни?

Для того чтобы ответить на следующие вопросы, будем считать, что солнце восходит в 6 часов утра и заходит в 6 часов вечера. За 12 часов оно проходит от горизонта до горизонта, описывая дугу в 180°. Это означает, что оно перемещается на 15° в час.

7. Пчела-разведчица нашла источник пищи в 4 км к югу от улья в 9 часов утра. Как она будет танцевать в улье?

Решение. К 9 часам утра солнце прошло 45° и находится на юго-востоке. Так как источник пищи находится на юге, он расположен справа от солнца под углом 45°. Следовательно, пчела-разведчица будет танцевать так, что прямая линия танца будет образовывать угол в 45° с вертикалью. Так как источник пищи находится в 4 км от улья, разведчица будет делать в танце около 10 поворотов в минуту. 8. Если разведчица нашла источник пищи в 1 км на юго-запад от улья в 4 часа вечера, как она будет танцевать в улье? 9. В час дня разведчица нашла источник пищи в 2 км к северу от улья. Как она будет танцевать, вернувшись в улей? 10. В 10 часов утра наблюдали, что разведчица исполняла следующий танец. Она двигалась по прямой точно вниз и поворачивалась со скоростью 2 оборота за 15 секунд. Как далеко от улья и в каком направлении находится источник пищи, обнаруженный ею? 11. Каким образом изучение поведения популяций приматов в естественных условиях может оказаться полезным для человека?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

Обществу присущи все характерные черты популяции, оно представляет собой специальный тип популяции. Общество — это популяция, в которой есть разделение труда между ее членами. В результате разделения труда может произойти выделение определенных каст, как, например, у общественных насекомых. Разделение труда может быть основано и на особенностях поведения. Разделение труда отражает существова-

ние взаимопомощи среди членов общества.

У высших животных эти групповые отношения возникают в результате парных контактов и конкуренции одного индивидуума с другими. В результате в группе складываются такие приспособления к совместной жизни, как отношения господства и подчинения, лидерство и территориальность. Однако эти приспособления к жизни в группе могут быть эффективными лишь в том случае, если

у животных хорошо развиты органы чувств, происходят обмен информацией и корреляция деятельности членов группы. В некоторых обществах, например у пчел, развились очень сложные системы связи. Благодаря им возрастает эффективная деятельность группы, направленная на удовлетворение основных жизненных потребностей ее членов, а следовательно, возрастают шансы на выживание группы в целом в неблагоприятных условиях.

Биологическая тема

Биологические корни поведения

Любой организм может существовать лишь в определенных условиях. Наша наследственность требует, например, чтобы окружающая нас газовая среда содержала кислород. Пусть это будет искусственно получаемый кислород, например в условиях космического полета, но человеку необходим кислород, чтобы жить.

Не все люди могут делать все одинаково хорошо, поскольку они наследуют разные способности. Даже если вы не обладаете каким-то определенным талантом в той же степени, как кто-то другой, вы должны развивать в себе те способности, которые у вас есть, приносить пользу на своем месте и преодолевать имеющиеся ограничения с помощью сотрудничества.

Поведение всех организмов включает как врожденные формы поведения, так и поведение, возникающее в результате обучения. Примером врожденного поведения служат главным образом такие врожденные автоматические реакции на воздействие среды, как рефлексy и таксисы у животных; синтез ауксинов и движения у растений; особенности размножения у ос; строительство гнезд у птиц. Иногда мы называем эти врожденные типы поведения животных инстинктами, но нам не совсем ясно их происхождение.

Ученые постепенно узнают все больше и больше о врожденном и приобретенном поведении. Биологи видят, что поведение организма является результатом взаимодействия его генотипа — унаследованных признаков и его собственного приобретаемого опыта.



Американский лось на границе двух сообществ — елового леса и озера. В такой области содержится множество видов растений и животных.

446

*

Сообщества

Мы описали иерархию биологических систем, где каждая последующая система больше и сложнее предыдущей и каждая взаимосвязана с остальными. Клетки, многоклеточный организм, популяция, общество — все это живые системы, расположенные в иерархической последовательности. Остается рассмотреть еще одну систему, самую большую из всех, — сообщество.

Вы уже знакомы с сообществами. Когда вы плаваете в пруду, или охотитесь в поле, либо путешествуете в лесу, вы вмешиваетесь в деятельность сообщества.

Рассмотрим представления биологии о природе. Возможно, после этого и вы будете по-новому воспринимать природу.

Структура сообщества

30—1. Совокупность видов, живущих вместе. Существующая в естественных условиях организованная группа популяций видов растений и животных, живущих совместно в одних и тех же условиях среды, называется **сообществом**, или **биоценозом**. Оно представляет собой биологическую единицу, которая сохраняется только в том случае, если в нее постоянно поступает лучистая энергия (солнечный свет). Сообщество использует энергию для поддержания и воспроизведения самого себя. Оно приспосабливается к окружающим условиям путем соответственного поведения входящих в него видов. Сообщество, как и составляющие его виды, является продуктом естественного отбора. Выживание сообщества зависит от успешного взаимодействия всех популяций, входящих в эту систему. В этом смысле сообщество похоже на клетку или многоклеточный организм. Оно также представляет собой структурную и функциональную единицу, и перед ней стоят проблемы интеграции, которые необходимо решить, чтобы сохранить себя.

Только за последние 40 лет биологи смогли собрать доказательства, подтверждающие этот взгляд на сообщество. Рассмотрим факты, лежащие в основе концепции сообщества.

В природе имеется множество типов сообществ, и необходима система, чтобы классифицировать их. Сообщества подразделяются на два класса — водные сообщества и наземные. Сообщества организмов, находящихся в океанах, озерах, прудах, реках, болотах, родниках, — все это примеры водных сообществ. Сообщества организмов, обитающих в лесах, на лугах, в прериях, пустынях и пещерах, могут служить примерами наземных сообществ. На цветных таблицах 40 и 41 показаны некоторые типичные наземные сообщества. Каждое из этих сообществ представляет собой отдельную биологическую единицу, каждое состоит из определенного набора видов и отличается от других сообществ по многим признакам. Хотя эти отличия существуют и важны, мы не будем сейчас их подчеркивать. Для нас более важно сконцентрировать внимание на тех чертах, которые присущи всем сообще-

ствам, какими бы разными ни казались они на первый взгляд.

Возьмем лес как пример сообщества. Принципы, с помощью которых мы будем объяснять структуру и функции леса как сообщества, приложимы и к другим сообществам. Пруд, озеро, пещера, луг — все имеют характерные сходные черты.

30—2. Доминирующие виды в сообществах. Популяции разных видов представляют собой те кирпичики, из которых построено лесное сообщество. Иногда один или два вида определяют внешний вид всего леса, вследствие того что их представители так крупны либо многочисленны, что маскируют присутствие других живущих в лесу организмов. Такие виды называют доминирующими (господствующими) в сообществе.

Общий вид лесного сообщества определяется одним или двумя видами деревьев. Например, в сообществе смолистой сосны и низкорослого дуба оба являются доминирующими. Они более других деревьев заметны, и по ним легко определяют и соответственно называют сообщество. Это один, хотя и не единственный, способ характеристики сообщества.

Каждое из сухопутных сообществ названо по доминирующим видам. В следующем списке перечислены некоторые обычные лесные сообщества, названные в соответствии с этим способом:

березово-кленовый лес;
ясенево-дубовый лес;
лиственнично-сосновый лес;
дубово-гикориевый лес;
чапарралевый лес;
сосново-тсуговый лес;
елово-пихтовый лес;
елово-сосновый лес;
лиственничный лес.

Но не каждое лесное сообщество может быть названо таким образом. Иногда в лесу так много доминирующих видов, что пользоваться этим методом неудобно. Например, один из обычных для восточной части США типов леса должен называться: тополево-липово-кленово-каштаново-березово - красnodубово-белодубово-тсуговый. В таких случаях сообщество называют именем главной формы либо в соответствии с условиями среды. Так, в описанном выше лесу все

доминирующие деревья требуют среднего количества влаги (являются мезофитами), почему этот лес называют смешанным мезофитовым лесным сообществом.

Хотя доминирующие виды и влияют на характер сообщества в целом, сообщество — нечто большее, чем его доминирующие виды. Большинство лесных сообществ состоит из сотен видов растений и животных, и все они очень сложно связаны друг с другом.

30—3. Уровни в сообществе. Сообщество состоит из множества популяций. Они имеют определенную структуру и план строения, как и органы многоклеточного животного. Но структура сообщества имеет множество своеобразных аспектов. Какую из свойственных сообществу закономерностей вы обнаруживаете, зависит от того, как и куда вы посмотрите.

Разберем сначала, как организован лес в пространстве. Растительность в лесу расположена в соответствии с ясно выраженным и весьма замечательным планом (цветн. табл. 42). Такая структура растительного покрова оказывает существенное влияние на климат в лесу. Свет, ветер и дождь проходят через это растительное сито, последовательно изменяясь при этом. Например, в ясный день сила солнечного света у вершин деревьев может достигать 10 000 фут-свечей (фут-свеча — сила света от стандартной свечи на расстоянии в один фут). При прохождении света через полог деревьев, подлесок и траву к подножью деревьев его интенсивность уменьшается до 50 фут-свечей. В такой же степени изменяются другие климатические факторы, что вызывает появление в каждом ярусе особой совокупности климатических условий — микроклимата.

Микроклимат и растительность каждого яруса образуют такую среду, которая подходит для жизни животных, приспособленных к условиям именно данного яруса. Поэтому в каждом ярусе обитают определенные виды животных, в свою очередь воздействующие на этот ярус множеством способов. В конечном итоге возникает объединенная совокупность животных и растений, которые в определенной степени зависят друг от друга. Все эти организмы влияют на физические факторы и своих соседей и сами подвергаются их влиянию.

Исследуя подземный ярус леса, вы обнаружите, что он заполнен корнями растений и перегноем. В нем находятся бактерии и грибы, благодаря которым происходят химические превращения перегноя (гумуса) и листьев. Здесь можно обнаружить множество насекомых, клещей, червей и других животных, ведущих подземный образ жизни. У подножья леса, в его лиственной подстилке, среди гниющих бревен, мхов, лишайников, грибов, живут жуки, клещи, пауки и множество микроорганизмов, а также высшие животные.

В более высоких ярусах можно найти поедающих листья насекомых, птиц и некоторых млекопитающих, живущих на деревьях. Даже те животные, которые могут легко передвигаться из одного яруса в другой, обычно придерживаются определенного яруса. Хотя птицы легко перемещаются из одного яруса в другой, каждый вид располагается в своем ярусе, который он использует чаще, чем другие. Это становится особенно очевидным, если изучить места, в которых птицы строят свои гнезда.

В таблице 30—1 показано расположение птичьих гнезд в кленово-вязовом лесу Иллинойса. Птицы в этом сообществе принадлежат к «ярусным группам». К какому ярусу принадлежит данный вид, определяется на основании выбора места гнездования.

А. С. Тумей, изучавший популяции птиц в этом лесу, рассказывает, что птицы, живущие в низкорослом кустарнике, являются обитателями густого подлеска как в лесу, так и на опушке. Здесь они выбирают территории, строят гнезда и постоянно ищут пищу, склевывая насекомых, улиток и т. д. среди листвы или выискивая личинок в лесной подстилке. Их территории четко определены и мало перекрываются. Лишь немногие другие гнездящиеся виды, за исключением коровьей птицы и хохлатой синицы, проникают к ним.

Только два вида птиц гнездятся в высоком подлеске — мерилендская желтошейка и лесная горлица, однако многие птицы из других ярусов расширяют свои территории за счет этого яруса. Кардинал, голубая овсянка и хохлатая синица находятся в этой области участки, на которых они поют и вместе с пушистым дятлом и лесным дроздом собирают там насекомых. Птицы, держащиеся на стволах

Таблица 30—1
Относительное содержание птичьих гнезд
в растительных ярусах вязово-кленового леса
в Иллинойсе

Ярусность	Вид гнездящейся птицы	Количество гнезд	
		1934	1935
Низкорослый кустарник	Голубая овсянка	22	21
	Лесной дрозд	3	3
	Кардинал	3	3
	Мерилендская желтошейка	2	1
Высокий кустарник	Мерилендская желтошейка	8	4
	Лесная горлица	3	4
Полог леса	Хохлатая мухоловка	5	4
	Кукушка	2	1
Стволы деревьев	Пушистый дятел	5	4
	Красноголовый дятел	4	2
	Белогрудый поползень	1	0
	Сова	1	1
	Хохлатая синица	5	4

деревьев, не привязаны к одному ярусу, так как используют деревья от основания до верхних ветвей. Благодаря своему специализированному строению в эту группу входят пушистый дятел, красноголовый дятел (желна) и белогрудый поползень. Их единственными соперниками являются хохлатая синица, скворец и хохлатая мухоловка. Эти птицы используют старые дупла дятлов для своих гнезд.

Общество птиц верхнего полога леса состоит обычно из множества видов, собирающих здесь пищу, защищающихся от врагов, но лишь немногие птицы выбирают здесь гнездовую территорию. Кукушка, красногорлый колибри и хохлатая мухоловка — вот и все птицы, гнездящиеся в этом ярусе.

Исследования такого рода иллюстрируют два основных положения. Каждый вид животных и растений встречается обычно в определенном, характерном для него месте. Это место обитания вида. Каждый вид играет определенную роль и занимает свойственное ему положение в месте своего обитания. Это положение в сообществе называют экологической нишей вида. Например, местом обитания белохвостого оленя является нижний ярус леса (цветн. табл. 43). Роль, которую играют олени в этом ярусе леса, заключается

преимущественно в поедании определенной пищи и в том, что они сами служат пищей своим врагам. Они едят травянистые растения, листья и побеги древесных растений и в то же время служат добычей крупных плотоядных животных (хищников) и человека. Когда олени умирают, они становятся пищей животных, поедающих падаль, и бактерий в лесной подстилке. Все это и образует экологическую нишу, которую занимают белохвостые олени в лесном сообществе.

30 — 4. Границы сообществ. Другим характерным признаком структуры сообществ является существование границ сообществ. На цветной таблице 44 показана граница леса. Это место, где встречаются и конкурируют два различных сообщества — луг и лес. Не всегда границы между сообществами так резки и не всегда их так легко определить, как в данном случае. Иногда два сообщества постепенно переходят одно в другое. В этом случае граница между сообществами довольно широка. Но граница между сообществами существует, и для нее характерны определенные особенности.

На границе сообществ, показанных на таблице 44, береза и золотая розга — два наиболее распространенных вида растений. Нигде эти растения не разрастаются в таком изобилии — ни в лесу, ни на лугу. Такая особенность в распространении растений на границе сообществ возникает следующим образом.

Пограничная зона между двумя сообществами по имеющимся там температурным условиям, условиям влажности, освещенности и действию ветров занимает промежуточное положение между лугом и лесом. Эти условия благоприятствуют развитию растений, общих для обоих сообществ, и поэтому на опушке растут травянистые растения и кустарники.

Легко видеть, что эта пограничная полоса обладает преимуществами обоих сообществ. Поэтому обилие пищи и возможность легко найти здесь убежище привлекают на опушку множество разнообразных животных. Волки, лисы, барсуки, олени вместе с воронами, кардиналами, дятлами и коричневыми дроздами в изобилии водятся на лесных опушках. Вообще, в пограничной полосе обитают виды из обоих сообществ и, кроме того, определенные виды, характерные лишь для этой полосы. Обычно она более бога-

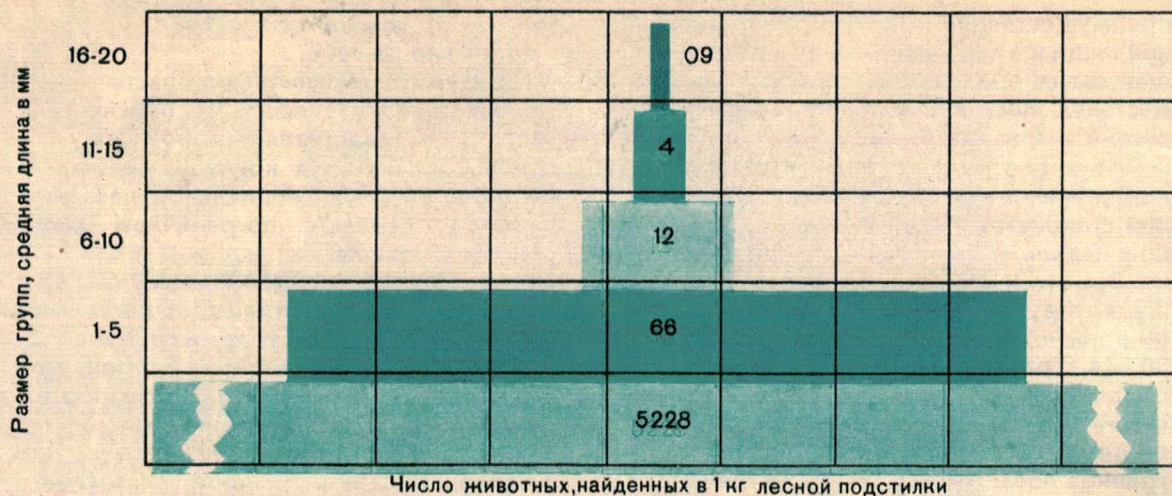
та жизнью, чем каждое из соседних сообществ само по себе.

Поскольку пограничная область имеет уникальные физические и биотические свойства и представляет собой зону соприкосновения двух конкурирующих сообществ, ей дают специальное название. Биологи называют пограничное сообщество **эктоном**.

30 — 5. Размер и численность. Мы уже упоминали, что структура сообществ многообразна. От того, как мы изучаем сообщество, зависит, с какой из сторон этой структуры мы знакомимся. До сих пор мы рассматривали организацию сообщества в пространстве. Мы столкнемся с ним в совершенно ином аспекте, если будем касаться только численности и размеров организмов, находящихся в сообществе.

Если мы возьмем образцы организмов из сообщества и сгруппируем их в соответствии с их размерами, то обнаружим, что имеется обратное отношение между численностью организмов и размерами их тела. Это означает, что в сообществе имеется немного крупных организмов и множество мелких. Рисунок 30 — 1 показывает это отношение для многоклеточных животных, находящихся в нижнем ярусе леса в Иллинойсе. Способ определения этого отношения весьма прост. Исследователь набирает в лесу несколько килограммов опавших листьев и подстилки. В лаборатории он насыпает килограмм подстилки в большую воронку, под которой находится открытая банка со спиртом. Над воронкой подвешивают электрическую лампочку, которая горит несколько дней. По мере того как тепло от лампочки постепенно нагревает подстилку, организмы движутся вниз по воронке и падают в банку со спиртом. После этого легко сгруппировать организмы по размерам в определенные классы и подсчитать число индивидуумов в каждом классе, результаты нанести на график.

Это обратное соотношение определяется двумя факторами. Во-первых, мелкие животные обычно размножаются с большей скоростью, чем крупные. Во-вторых, мелкие животные обычно являются жертвой крупных. Так как мы переходим от структуры леса к определяющим ее факторам, то здесь возникают новые вопросы. Прежде чем перейти к их рассмотрению, подытожим то, что мы узнали о структуре сообщества.



30—1. Обратные отношения между размером тела и численностью организмов можно показать с помощью диаграммы в виде пирамиды. Однако те же отношения можно изобразить с помощью обычной кривой.

450

● Сообщество представляет собой объединенную группу популяций (и группировок) многих видов, живущих вместе в определенной области, например в пруду, поле или лесу. Многие сообщества содержат один или два главных вида, которые определяют их характер.

Популяции видов, входящих в сообщества, распределены в пространстве в определенном порядке как по вертикали, так и по горизонтали. В лесу благодаря вертикальному распределению популяций образуются ярусы. В каждом из них обитают определенные виды растений и животных. Существование пограничной области — один из признаков горизонтального распределения в сообществе. Пограничная область — то место, где встречаются и конкурируют два сообщества. Вследствие этого пограничная область особенно богата жизнью.

В сообществе мелкие организмы многочисленны, а крупные встречаются в небольшом числе.

Проверьте себя

1. Приведите примеры биологических сообществ.
2. На какие категории можно разделить сообщества?
3. Что такое доминирующие виды в сообществе?
4. На основании чего определяют, к какому ярусу леса принадлежит птица?
5. Что такое место обитания?
6. Что такое экологическая ниша?
7. Что такое экотон?

Функции сообщества

30 — 6. Цепи питания и сети питания. Мы уже много раз упоминали, что структура влияет на функцию, а функция влияет на структуру. Это обобщение приложимо не только к молекулам, клеткам и многоклеточным организмам, но также и к сообществу. Популяции видов, входящие в сообщество, выполняют в нем определенные функции. Выживет сообщество или нет, зависит от того, насколько удачно объединены виды друг с другом. Чтобы проиллюстрировать это, рассмотрим некоторые из связей в сообществе. Взаимодействие видов и их объединение в систему происходит благодаря существованию в сообществе пищевых отношений. Поскольку каждая данная область может обеспечить воспроизводство лишь определенного количества пищи, последнее влияет на размер сообщества и складывающиеся в нем отношения.

Отношения питания между членами сообщества можно описать несколькими способами. В одной старой китайской поговорке говорится: «Большая рыба ест маленькую рыбу, маленькая рыба ест водных насекомых, водные насекомые едят растения и ил». В этой поговорке описана цепь питания. Примеры таких цепей можно найти повсюду. В лесу мыши поедают желуди, а мышей поедают совы. Листовая тля сосет сок деревьев, пауки охотятся на листовых тлей, а пауков по-

едают певчие птицы, которые становятся жертвой хищников.

Однако понятие о цепях питания слишком упрощает картину. Большинство животных использует в пищу не один, а несколько различных видов. Птицы охотятся на самых разных насекомых, олени опшывают побеги с множества различных растений. Поэтому отношения, связанные с питанием, правильнее описывать как **сети питания** (рис. 30—2).

Имеется другой способ рассмотрения пищевых отношений в сообществе. Виды можно подразделить на три группы в соответствии с местом, которое они занимают в этих отношениях. **Производителями** пищи являются автотрофные виды сообщества. Гетеротрофные бактерии и грибы являются **разрушителями** органического вещества. Все гетеротрофы, которые питаются растениями или другими гетеротрофами, являются **потребителями** в сообществе. В соответствии с этой классификацией потребителей можно еще подразделить. Те, которые питаются непосредственно растениями, являются потребителями первого порядка. Те, которые охотятся на потребителей первого порядка, являются потребителями второго порядка. Потребители третьего порядка — это те, кто охотится на потребителей второго порядка, и т. д.

Иерархия потребителей в значительной степени определяется размером животного, употребляемого в пищу. Обычно

животное может поймать и съесть тех, которые слабее его. Поэтому хищники обычно охотятся на животных более мелких, чем они сами. С другой стороны, хищник обычно не приспособлен к использованию очень маленьких животных. Если хищник много крупнее жертвы, он может потратить больше энергии, чтобы найти жертву, чем он получит, съев это животное. Это основное отношение и находит свое выражение в сети питания. Каждый организм в этой сети представляет собой уровень питания. Растения, производящие пищу, — это первый уровень питания; травоядные животные — второй уровень; те животные, которые поедают травоядных, — третий уровень питания.

30 — 7. Перенос энергии и вещества в сообществе. Сети питания и уровни питания представляют собой результат потребности в энергии всех популяций видов, входящих в сообщество. Сообществу, как и организму, необходима энергия. Она должна быть получена всеми популяциями сообщества, так как в организме она распределяется между всеми его клетками.

В сообществе распределение энергии происходит следующим образом. Зеленые растения используют лучистую энергию солнца и получают питательные вещества из атмосферы и почвы. Энергия и питательные вещества, полученные растениями, проходят через все уровни питания сообщества по сети питания. На каждом уровне питания некоторая часть

461

30—2. Понятие о сетях питания — метод, используемый экологами для того, чтобы объяснить порядок поедания одних организмов другими.



энергии и питательных веществ, полученных от предыдущего уровня, растрачивается. Это происходит потому, что процесс ассимиляции пищи организмами имеет коэффициент полезного действия меньше 100%. Общий эффект потери энергии и питательных веществ на каждом уровне можно представить графически в виде следующего обратно пропорционального отношения. У производителей биомасса больше, чем у потребителей первого порядка, а у них биомасса больше, чем у потребителей второго порядка, и т. д., т. е., чем выше уровень питания, тем меньше биомасса входящих в него организмов.

Проиллюстрируем это положение более детально, рассматривая происхождение некоторых питательных веществ через уровни питания в сообществе. Вода — один из самых распространенных компонентов живого вещества. Она может поступать в сообщество на любом уровне питания. Воду могут поглощать растения, и она может, таким образом, в составе пищи проходить через все уровни питания, а кроме того, потребители могут просто пить ее. Благодаря процессам метаболизма на каждом уровне питания часть этой воды возвращается в атмосферу или почву. Вода, попавшая в атмосферу или почву, может вновь поступить в сообщество в виде дождя и снега и вновь вступить в круговорот.

Круговорот воды показан на цветной таблице 45 (вверху). Из диаграммы видно, что круговорот воды состоит, на самом деле, из двух циклов — малого и большого. Малый цикл очень прост. Все водоемы испаряют воду в атмосферу. Эта вода концентрируется в атмосфере и быстро возвращается на землю в виде дождя и снега. Эта вода из снега и дождя поступает в водоемы и вновь включается в цикл. В этом коротком цикле вода не проходит через сообщества. Следовательно, короткий цикл для нас сейчас не очень интересен. Иначе обстоит дело с длинным циклом, в котором вода проходит через сообщества на всех трофических уровнях. На схеме длинного цикла нисходящие стрелки показывают, как вода поступает в сообщества, а восходящие — как вода уходит из него. Однако эта схема неполна. Где должны находиться стрелки, показывающие, как растения и животные поглощают воду и как она проходит через сообщество?

Вода — не единственное необходимое для жизни вещество, циркулирующее через сообщество. Многие минеральные вещества, входящие в состав организмов, образуют такие же циклы. Рассмотрим, например, круговорот азота. Когда животное или растение умирает, оно разлагается под действием гетеротрофных бактерий. Благодаря этому процессу азот постепенно переходит в соединения, доступные для растений. Некоторые бактерии превращают продукты распада органических веществ в нитраты (соли азотной кислоты), и зеленые растения могут непосредственно использовать эти нитраты. Другие бактерии могут превращать нитраты в газообразный азот, который освобождается в атмосферу. Бактерии третьего типа могут превращать газообразный азот атмосферы в аминокислоты, благодаря чему он вновь становится доступным для растений. Животные получают необходимый им азот, поедая растения или других животных, питающихся растениями. Со смертью растений и животных цикл повторяется. Основные пути круговорота азота показаны на цветной таблице 45 (внизу).

30 — 8. Интеграция в сообществе. Итак, мы рассмотрели цепи питания и сети питания. Мы изучили энергетические потребности сообщества и пути, по которым энергия и вещество циркулируют в сообществе. Связав эти функции со структурой, можно понять, что сообщество — это крупная и сложная система.

Сообщество представляет собой систему популяций и других группировок, по которой от звена к звену циркулируют энергия и основные питательные вещества. Для выполнения работы система нуждается в постоянном притоке энергии, и эта энергия поставляется солнцем. Система, получив энергию, начинает функционировать так, как об этом рассказано в разделе 30 — 6. Таким образом, сообщество, обеспеченное постоянным источником энергии, функционирует как самоподдерживающаяся система. Сообщество представляет собой систему, в которой существует законченная сеть отношений отдачи — потребления. Для того чтобы выразить эту широкую концепцию, биологи создали специальное слово — они называют такую систему экосистемой. На цветной таблице 46 показаны основные части экосистемы.

30 — 9. Экологическая сукцессия. Вернемся снова к лесному сообществу, с рассказа о котором мы начали эту главу. Теперь мы можем рассматривать его как самоподдерживающуюся систему, которая выживает, используя доступную энергию и минеральные вещества. В этом смысле лес представляет собой подвижную единицу. Он должен постоянно изменяться, приспосабливаясь к изменениям поступления энергии и веществ. Сама почва, на которой растет лес, постоянно изменяется под действием географических факторов, которые улучшают или ухудшают земную кору. Растения и животные в лесу также изменяются самыми разнообразными и неуловимыми путями. Что может произойти с лесом в будущем, с чего он начинался? С помощью каких основных принципов можно описать процесс развития сообщества?

Если мы считаем, что лес, подобно организму, рождается, растет и изменяется, то должны какими-то фактами подтвердить эту гипотезу. Сами мы можем видеть лишь незначительные изменения, происходящие в лесу, но обычно продолжительность жизни леса много больше, чем время человеческой жизни. Вследствие этого надо искать не прямые доказательства. Например, биолог может изучать поля, заброшенные когда-то и возвращающиеся в естественное состояние. Сравнивая поля, оставленные в различное время, можно выдвинуть некоторые гипотезы о развитии леса.

Рассмотрим в качестве примера несколько старых полей, заброшенных в различное время, от 50 до 60 лет назад. Изменения на этих заброшенных полях приводят постепенно к образованию дубово-гикориевого леса и происходят в определенной последовательности. В первый год оставленное поле зарастает сорняками — амброзией, полевицей и весенней примулой. Начинают расти сеянцы сушаха, дикой вишни и некоторых ягодных кустарников. На второй год появляются золотарник, дикая морковь, лапчатка и всходы красного кедра. Через 5 лет поросль красного кедра поднимается уже выше уровня травы, и в сообществе появляются также кизил, калина и сассафрас.

Этот процесс увеличения сложности и числа видов в сообществе продолжается, и через 15 лет заброшенное поле начинает походить на редкую рощицу. Через

40 лет кустарниковый ярус становится богаче и гуще, а число деревьев больше и разнообразнее. Через 60 лет бывшее поле выглядит как молодая роща, половина территории здесь уже занята различными видами ползучих растений, кустарников и деревьев.

Этот процесс замены видов в сообществе и его обогащения видами заканчивается в данном случае образованием дубово-гикориевого леса. Когда доминирующие деревья достигнут значительной высоты и размера, кустарники и молодые деревья займут больше места, чем они занимали на поле, заброшенном 60 лет назад, завершится образование леса.

Мы описываем изменения растительности, но параллельно меняется и животное население, постепенно обогащающееся видами. Изменения, происходящие на таком поле, иллюстрируют концепцию развития сообщества. Сукцессия представляет собой процесс изменения сообщества, замены одного сообщества другим в данной области. Процесс начинается с появления видов-пионеров, вторгающихся в ту область, в которой произошли какие-то нарушения. В приведенном выше примере таким местом было распаханное и заброшенное поле.

В результате сукцессии развилось сообщество из видов, вначале немногих, способных использовать лишь часть ресурсов среды, а потом зрелое сообщество, поддерживающееся в течение неопределенно долгого времени и интенсивно использующее ресурсы среды.

Сукцессия протекает как медленное и в известной мере случайное замещение одних популяций другими, а не путем скачкообразной смены одного сообщества другим. Процесс происходит следующим образом. Сначала стойкие виды растений-пионеров заселяют заброшенную или распаханную область. Они приспособлены к выживанию в суровых условиях и могут противостоять действию солнца и непогоды. Они постепенно изменяют среду, создавая новые условия, к которым они уже не так хорошо приспособлены, но которые пригодны для новых растений-захватчиков. Последние постепенно замещают пионеров и доминируют в сообществе до тех пор, пока в результате их деятельности вновь не изменятся условия и они не начнут замещаться лучше приспособленными формами.

Одним из важных результатов этого процесса замещения является образование сообщества, которое на каждой последующей ступени приспособлено к условиям среды лучше, чем предыдущие сообщества.

На рисунке 30 — 3 в левой колонке показана последовательность смены сообществ (сукцессионная последовательность) на песчаных дюнах озера Мичиган. Сообщество травянистых растений здесь последовательно заменяется порослью дуба, затем вечнозелеными растениями (сосной), затем порослью дуба и гикори и, наконец, буково-кленовым лесом. В этой сукцессии каждое следующее сообщество лучше защищено от вредного действия солнца, ветра и других климатических факторов. Заметьте, что действие солнца и ветра на дюны, покрытые травой, довольно велико. Об этом можно судить по высокой скорости испарения воды. В связи с этим для растений, живущих на дюнах, возникает важная проблема сохранения воды. Однако каждое последующее сообщество лучше защищено от действия этих климатических факторов, что отражается и в уменьшении скорости испарения. В связи с этим в березово-кленовом лесу прохладно и влажно, несмотря на то что он находится в тех же климатических условиях, что и дюны, поросшие травой.

Изменение условий среды осуществляется медленно. По мере того как увеличивается число видов в сообществе, в нем возникают и заполняются новые ниши. По мере того как сообщество становится более сложным, увеличивается кооперация и конкуренция между популяциями. Это, наряду с изменением условий, приводит к тому, что популяции, лучше приспособленные к новым условиям, выживают и замещают менее приспособленные. В конечном итоге возникает зрелое сообщество, которое обеспечивает устойчивый режим использования среды. В этом сообществе популяции видов удовлетворительно воспроизводятся и не замещаются другими видами. Сообщество находится в относительно стабильном состоянии. Это состояние аналогично состоянию устойчивости в зрелых клетках, организмах и популяциях, о которых мы говорили раньше.

Не все сукцессии занимают так много времени, как образование леса. Имеются

и относительно быстрые, проходящие через небольшое число стадий сукцессии, например сукцессия простейших в сennom настое, сукцессия организмов в гниющем мясе или навозе, сукцессия организмов в гниющих бревнах или пнях на различных стадиях распада.

30 — 10. Климатическое сообщество. Как уже говорилось, конечным результатом процесса сукцессии является зрелое сообщество, в котором популяции самовоспроизводятся, а не замещаются другими популяциями. Сообщество такого рода называется **терминальным** или **климаксным**. Обычно в данной климатической области все сукцессионные ряды ведут к одному типу климаксного сообщества. Например, в районе озер Мичиган климаксным сообществом является буково-кленовый лес. В этой области, независимо от того, начинаются ли первые стадии сукцессии на песчаных дюнах, затопленной равнине, илистом берегу, в глубоком или мелком пруду, сукцессия ведет к образованию буково-кленового леса. Эта тенденция, т. е. развитие одного и того же зрелого сообщества в результате различных сукцессий, называется **достижением завершающего сообщества (климакса)**. На цветной таблице 47 показано, как пруд засоряется, заполняется органическими остатками и постепенно превращается в буково-кленовый лес. Попробуйте описать процесс замещения популяций в этой последовательности.

На цветной таблице 48 показана сходная сукцессия, заканчивающаяся образованием буково-кленового леса. Отличается она лишь тем, что начинается на берегу озера Мичиган.

Мы уже говорили, что для данной климатической области характерен единственный тип климаксного сообщества. Эту концепцию называют **климатической климаксной гипотезой**. Как и многие другие гипотезы, ее тщательно изучали и сильно критиковали. Против этой гипотезы и сейчас имеются серьезные возражения. Если действие климата определенной области приводит к возникновению единственного типа климаксного сообщества, то следует ожидать, что зрелые сообщества данной области будут очень похожими. Например, все климаксные сообщества в области озера Мичиган должны быть буково-кленовыми лесами, очень похожими друг на дру-

СООБЩЕСТВО	КОЛИЧЕСТВО ЕЖЕДНЕВНО ИСПАРЯЕМОЙ ВОДЫ(В СМ)											
	0					10					20	
ДЮНЫ, ПОРОСШИЕ ТРАВой												
ДЮНЫ, ПОРОСШИЕ ДУБОМ												
ДЮНЫ, ПОРОСШИЕ СОСНОЙ												
ЛЕС ИЗ ДУБА И ГИНОРИ												
БЕРЕЗОВО-КЛЕНОВЫЙ ЛЕС												

30—3. В показанной здесь последовательности изменяющихся сообществ происходит уменьшение испарения с площади, занимаемой сообществом. Что можно сказать о втором сообществе, которое уменьшает испарение в такой сильной степени?

га. Однако это противоречит наблюдениям. Далеко не все климаксные сообщества в области озера Мичиган являются буково-кленовыми лесами.

При изучении этих лесов мы обнаруживаем, что среди них нет и двух похожих друг на друга. Лесные ярусы отличаются отчасти составом видов и их плотностью. Эти различия возникают под действием многих причин. Возможно, различным был химический состав почвы и ландшафт участка. Различной может быть история мест. Возможно, наряду с другими изменениями были пожары, нашествия насекомых, бурелом и наводнения. Наконец, попадет ли в данное сообщество определенный вид и когда—часто дело случая. По всем этим причинам возможна лишь частичная, а не полная конвергенция при образовании климаксного сообщества. Все эти соображения привели к возникновению других гипотез относительно климаксных сообществ. Некоторые биологи считают, что в любой области имеется много различных климаксных сообществ. Возможно, возникновение одного из климаксных сообществ определяется главным образом климатом области. Возникновение другого может быть связано с почвенными условиями области, либо с ее топографией, либо с особенностями населяющих ее растений и животных. Эта концепция называется поликлимаксной гипотезой.

Предложена и третья гипотеза: все, что влияет на популяции, влияет и на состав и структуру климаксного сообщества, поэтому необходимо оценивать действие всех факторов экосистемы. В этом смысле климат, почва, сложное взаимодействие между растениями и животными и возможности для расселения—все это влияет на состав и структуру климаксного сообщества. Таким образом, ни в какой области не может существовать абсолютного, неизменного климаксного сообщества. Взамен этого возможно существование климаксного сообщества, которое изменяется с изменением условий данной области. Если это так, то степень отличия климаксных сообществ друг от друга зависит от того, насколько велики изменения факторов среды в этой области.

Приведенная выше концепция называется гипотезой общей модели климаксного сообщества.

Вопросы типа «Сколько различных климаксных сообществ имеется в данной области?» или «Какие факторы определяют типы сообществ, обнаруженные нами?» еще являются предметом исследования.

Хотя мы и не можем в настоящее время дать определенных ответов на эти вопросы, однако нет никаких сомнений в том, что климаксные сообщества существуют, и, по-видимому, вы смогли бы определить некоторые из них.

30—11. Каково место человека среди сообществ природы? Воздействие человека на его окружение становится все более заметным. Не задумываясь о будущем, человек пользовался лесами, пастбищами, озерами, реками, пустынями и морями, загрязнял даже воздух, которым дышал.

Обследование бассейна Конестоги в США оказалось необходимым, потому что человек отравил все реки бассейна. Можно ли вообразить более неразумное использование природных ресурсов? Шахтные разработки в восточных шахтах обезображивают и разрушают некогда зеленые холмы; сточные воды предприятий отравляют реки. Каждый день автомобили американцев отравляют воздух ядовитыми продуктами, общая масса которых равна массе автомобилей, стоящих бампер к бамперу на расстоянии, равном расстоянию от Чикаго до Нью-Йорка. В США нет ни одной незагрязненной реки. Поэтому загрязнение бассейна Конестоги всего лишь одно из тысяч свидетельств разрушительной деятельности человека.

456

Когда это началось? Сначала небольшие племена кочевали с места на место по обширным пространствам в поисках еды и крова. Человек затрачивал все свое время и энергию на то, чтобы найти достаточно пищи и не умереть с голода. Вероятно, в течение полутора миллионов лет между человеком и природными сообществами сохранялось равновесие. 8000 лет назад человек начал выращивать злаки и приручать животных. Поэтому он перестал зависеть от окружения. Началась длительная и непрерывная деятельность человека, направленная на покорение окружающей природы. Новый образ жизни человека обеспечил возрастающее производство продуктов питания и материалов, необходимых для деятельности человека. Возникли поселения, промышленность, торговля и письменность. С этого началась цивилизация. Поскольку цивилизованный человек стал земледельцем, он не мог более кочевать, как раньше, да это и перестало быть необходимым. Он пахал землю, чтобы сажать злаки, пас скот и охранял его от хищников, рубил лес на топливо и для построек. Неразумное использование приводило к истощению питательных веществ почвы, эрозии, загрязнению ручьев и рек.

Однако до некоторых пор воздействие человека на природу было не очень существенным. Когда луга, леса и почвы, которые возделывал человек, истощались, а реки загрязнялись, он перебирался на новое место. В его распоряжении оставались тысячи гектаров непаханой земли, лесные просторы и речные долины. Запас новых территорий казался неограниченным. Человек не думал, что придет время, когда естественные ресурсы окажутся исчерпанными.

Человеческая популяция все еще была недостаточно многочисленной, чтобы причинить природе постоянный и невосполнимый ущерб. Человек мог использовать ресурсы местности, в которой он обитал, а затем переместиться на новое место. Естественная последовательность развития растений и животных обычно приводила к восстановлению природных ресурсов до того, как человек вновь занимал это место. Численность людей увеличивалась достаточно медленно, и природа успевала поправить причиненный ей ущерб.

Однако около 300 лет назад началась научная революция. Человек научился использовать новые источники энергии: уголь, нефть и природные газы. Эти значительные, но тем не менее ограниченные источники химической энергии позволили человеку построить и использовать различные машины. Машины могли рубить лес и пахать землю значительно быстрее. Они могли также перевозить людей и продукты их труда через материк и океаны с высокой скоростью. С помощью машин оказалось возможным запруживать реки и менять их течение.

Добывая нужные человеку минералы, машины могли сдвигать горы и соединять океаны. Достижения человека в этот период были замечательны. Он научился бороться с инфекционными болезнями, которые преследовали его с незапамятных времен; защитил себя плотинами от наводнений; создал весьма производительные источники продуктов питания, используя относительно немногочисленные растения и животных. Кое-где он превратил с помощью орошения пустыни в сады. В других местах восстановил плодородие почв с помощью химических удобрений.

30 — 12. Каким образом можно защитить природные ресурсы человечества? Каково будет наше окружение в будущем? Будет ли воздух чист? Будет ли вода загрязнена настолько, что ее нельзя будет пить и невозможно будет дышать у моря, или она останется чистой и прозрачной, как вода в горных ручьях?

Человек должен осознать, что запасы воды отнюдь не неисчерпаемы. Вода — наиболее ценный из природных ресурсов, которыми располагает человек. Более ценный, чем нефть, золото и все прочие сокровища земли, потому что без воды не может существовать жизнь. А вода становится дефицитной. Люди используют ее все более интенсивно, а численность населения Земли к 2000 году должна удвоиться по сравнению с нынешней. К тому времени потребность Соединенных Штатов в воде возрастет до 900 000 галлонов в день против нынешних 350 000 галлонов. Во многих районах США дефицит водных запасов уже теперь близок к критическому. А как удовлетворить потребности в воде в ближайшем будущем?

Люди умеют очищать и многократно использовать воду. Загрязнение воды легко распознать и, что самое главное, его можно предотвратить. Исследования загрязнения воды проводятся повсеместно, однако ни одну из крупных рек США не удалось вернуть к нормальному состоянию.

Время жизни человека на Земле исчисляется в 1 500 000 лет, в то время как рептилии, включая больших динозавров, жили в течение 200 миллионов лет. В экологическом балансе Земли произошли какие-то сдвиги, и время рептилий кончилось. Динозавры вымерли — они не могли контролировать экологическое равновесие, как это могут делать люди. В последние 8000—10 000 лет человек господствует в биологическом мире. И от того, насколько разумно он будет распоряжаться природными ресурсами, в значительной мере зависит его будущее.

Можно с уверенностью утверждать, что вы, читатели, тоже будете вовлечены в расходование или распределение природных ресурсов. Возможно, вам придется принимать законы о росте населения, загрязнении воздуха и изменениях погоды, загрязнении вод и применении ядохимикатов в сельском хозяйстве и промышленности. Вам придется решать вопросы, свя-

занные с эрозией почв, рубкой лесов и расходованием других природных ресурсов. Вам предстоит иметь дело с закладкой новых и сохранением уже существующих заповедников. У вас спросят, в каких условиях вы хотели бы жить сами и какие хотели бы оставить своим потомкам¹.

Для того чтобы решить все проблемы, перед лицом которых вы стоите, потребуются знания, воображение и талант. Человек должен знать о природных сообществах значительно больше, чем он знал до последнего времени. Невежество в вопросах динамики экосистем, поддерживающих существование человека, становится злом и роскошью, которую человек не может себе более позволять.

Каково назначение человека? Станет ли он участником экосистем, способным разумно управлять своими ресурсами и улаживать внутренние противоречия? Или он окажется вымирающим видом, который оставит после себя окаменевшие скелеты как загадку для мыслящих существ, которые, быть может, вновь заселят Землю спустя 100 миллионов лет?

457

● В течение большей части истории человек был собирателем и не нарушал равновесия внутри природного сообщества. Однако технический прогресс и освоение новых источников энергии позволили человеку выравнивать горы, перегораживать реки и воздействовать на природу многими другими средствами.

Сохранение и воссоздание биологических систем в загрязненных водах является весьма дорогостоящей, но и наиболее насущной задачей человечества по сохранению водных запасов.

Вы окажетесь современником множества важных решений о борьбе с загрязнением воздуха и вод, о рациональной эксплуатации национальных заповедников. У человека осталось мало времени. И его способность выжить будет целиком зависеть от того, насколько он распорядится природными ресурсами.

¹ Пессимистические прогнозы и мрачные перспективы естественны при капиталистической системе хозяйствования. Иные перспективы и задачи стоят перед плановым хозяйством социалистических государств. (П р и м. р е д.)

Проверьте себя

1. Приведите пример цепи питания. 2. Какая разница между сетью питания и цепью питания? 3. Почему организмы — разрушители органического вещества можно отнести к потребителям пищи в сообществе? 4. Приведите примеры потребителей первого, второго и третьего порядка в каком-либо известном вам сообществе. 5. Каким образом распределены уровни питания в системе потребителей данного сообщества? 6. Что такое круговорот веществ? 7. Что такое экосистема? Опишите какую-либо известную вам экосистему.

Изучение сообществ

Мы рассмотрели факты и идеи, взаимодействие которых привело к созданию концепции сообщества. И если теперь, глядя на лес, луг или пруд, вы видите больше, чем другие, то это потому, что ученые, выдвинув эти идеи, сделали ваши наблюдения более осмысленными. Мы расскажем о методике этих исследований.

458

Изучение сообществ включает планирование и исследования, сбор данных, расположение этих данных в определенной последовательности, их интерпретацию и, наконец, опубликование. Можно почувствовать и в какой-то степени оценить, что представляет собой работа по исследованию сообществ, читая статьи об этих исследованиях.

Доктор Рут Патрик в 1949 г. опубликовала доклад о проведенном ею и ее сотрудниками биологическом исследовании рек Пенсильвании. Необходимо было выяснить, можно ли использовать живущие в реках организмы для того, чтобы судить о состоянии рек, в особенности о влиянии на него канализационных и промышленных стоков. Для этой цели был выбран бассейн реки Конестоги.

У Р. Патрик было несколько причин, обусловивших выбор этого бассейна. В этот речной бассейн входят как малые, так и средние реки, которые легко перейти вброд. Планируя такое исследование, необходимо было учитывать глубины рек, так как мелководные организмы являются наиболее важным источником пищи в речной сети питания. В этом речном бассейне можно было также провести исследования в загрязненных и незагрязненных условиях. Некоторые из рек этого бассейна загрязнены промышленными и сточными водами, в то время как другие совершенно свободны от загрязнения,

если не считать отходов, спускаемых в реку из домов фермеров.

При планировании такого исследования главным предметом рассмотрения был выбран биодинамический цикл реки, результатом которого является установление равновесия растительной и животной жизни.

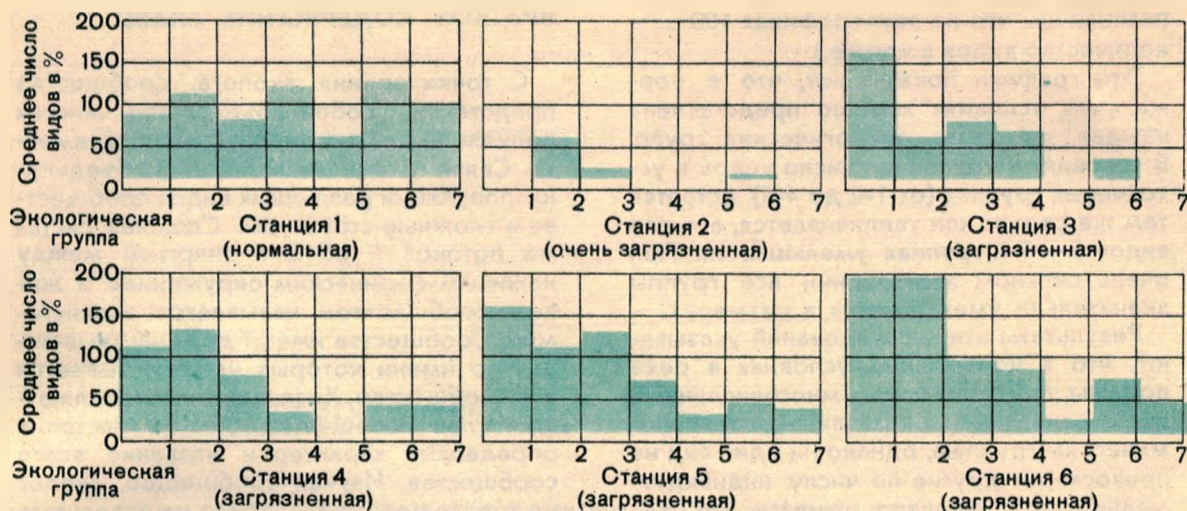
В 1943 г. Бринли установил, что организмы в реке подразделяются грубо на две группы: одни (бактерии и водоросли) своей жизнедеятельностью улучшают физические условия, а вторые поддерживают равновесие в реке, поедая другие организмы. Биодинамический цикл является результатом взаимозависимости и взаимодействия различных групп. Например, отходы, попадающие в реку, содержат белки, целлюлозу, различные соединения серы. Бактерии в реке действуют на протеины и разлагают их на более простые соединения — нитраты и аммиак, окисляют соединения серы до сульфатов, и все конечные продукты этой деятельности используются зелеными растениями реки. Грибы и бактерии, находящиеся в реке, разрушают целлюлозу до простых углеводов, используемых гетеротрофами реки.

Водоросли в процессе фотосинтеза образуют углеводы и освобождают кислород, который другие организмы используют для дыхания. Животные рек, поедая грибы, бактерии, водоросли и друга друга, поддерживают количество всех этих организмов на определенном уровне. Как видите, для осуществления энергетического обмена и поддержания равновесия жизни в реке необходимы все эти организмы.

Из приведенного выше примера можно понять, что Р. Патрик считает необходимым изучать сообщество реки в целом. Если загрязнение воды влияет на структуру сообщества, то лучшим показателем того, загрязнена река или нет, будет показатель, основанный на изучении всех групп растений и животных речного сообщества.

В исследовательскую группу Р. Патрик входили химик, бактериолог, протистолог, зоолог беспозвоночных, альголог, ихтиолог и лаборант.

Первыми членами группы, начинавшими исследование станции, были химик и бактериолог. Химик брал образцы воды, которые затем подвергались анализу в



30—4. Данные для этих графиков получены при обследовании шести станций в бассейне реки Конестога.

лаборатории. Целью этих анализов было установление связи между химическим составом воды и типом организмов, обитающих в реке. Бактериолог брал образцы воды и ила со дна реки, которые анализировались в лаборатории, где определяли общее число бактерий в воде и их виды.

После окончания работ химика и бактериолога начинали сбор материалов другие специалисты, чтобы определить виды, живущие в реке. При этом они старались собрать материал из отличающихся друг от друга мест обитания.

Для сбора насекомых полезной оказалась волокуша Нидхема. Применяли также ловлю неводом на отмелях, чтобы отловить взрослых насекомых. Простейших собирали из всех возможных мест обитания. В глубоководной части оказалось удобным использовать бутылки с аспиратором. Сбор водорослей проводили в тех местах, где находились заметные их количества. Рыбу ловили сетями. Образцы планктона брали на каждой станции. Образцы придонного ила и донных пород брали с помощью драг Экмана и Петерсона.

По возвращении в лабораторию каждый изучал и определял собранные им организмы. В трудных случаях материал посылался специалистам для определения. В результате было обнаружено, что бассейн Конестоги населен следующим количеством видов и подвидов: бактерий — 49, водорослей — 230, покрытосе-

менных растений — 32, простейших — 361, губок — 3, кишечнорастворимых — 2, плоских червей — 3, коловраток — 56, кольчатых червей — 21, ракообразных — 19, насекомых — 47, моллюсков — 29 и рыб — 47.

В дальнейшем встала проблема выяснить, можно ли изменения в общем числе видов в каждой таксономической группе использовать как биологический критерий, по которому можно судить об условиях в реке.

Девять станций были признаны по этим критериям и экологическим условиям нормальными.

Затем устанавливалось среднее число видов в каждой таксономической группе для этих девяти станций, принятое за 100%. Далее виды были объединены в семь специфических экологических групп. Все виды и каждый из них вели себя сходно в данной среде. Эти группы были следующие: 1) преимущественно сине-зеленые водоросли; 2) малощетинковые черви, пиявки, некоторые улитки; 3) простейшие; 4) диатомеи, красные водоросли и большинство зеленых водорослей; 5) коловратки, моллюски, некоторые улитки и черви; 6) личинки насекомых и ракообразные; 7) рыбы. Теперь можно было построить для каждой станции диаграммы, показывающие процентное содержание видов в каждой экологической группе по сравнению со средним числом для нормальных станций (рис. 30 — 14). Высоту полос на диаграмме можно сравнить со средней нормальной станцией.

(Напомним, что на этих графиках 100% — количество видов в норме.)

Эти графики показывают, что в нормальных условиях хорошо представлена каждая из семи экологических групп. В условиях загрязнения число видов в устойчивых группах (от 1-й до 4-й) остается тем же самым или увеличивается, а число видов 5—7-й групп уменьшается. При очень сильном загрязнении все группы значительно уменьшаются в размерах.

Результаты этих исследований указывают, что в нормальных условиях в реке должны присутствовать многочисленные виды, относящиеся к различным таксономическим группам, однако ни один вид не превосходит другие по числу индивидуумов. Этого следовало ожидать, так как нормальные условия пригодны для жизни различных видов.

460 ● В результате загрязнения исчезают многие виды, а немногие выжившие сталкиваются с меньшей конкуренцией и имеют благоприятные условия для размножения. Более сильное токсическое действие приводит к полному исчезновению некоторых групп и уменьшению числа видов в других группах. Так ведется работа и осмысливаются ее результаты. Но многое еще надо добавить, чтобы исследование было закончено и ошибки, часто невидимые, устранены.

Наука — это развивающаяся система знаний, и объяснения, которые будут предложены завтра, будут лучше, чем данные сегодня.

◆ Проверьте себя

1. Какова была цель исследований Р. Патрик?
2. Что понимается под биодинамическим циклом реки?
3. Как влияет загрязнение водоема на его биоценоз?
4. В чем заключаются охрана и рациональное использование природных ресурсов человеком?

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ

С точки зрения эколога, сообщество представляет собой объединение многих популяций разных видов, живущих вместе. Связи по условиям питания объединяют популяции различных видов сообщества в сложные структуры. Сложная система потоков и обмена энергией между неживым физическим окружением и живым сообществом называется экосистемой. Сообщества имеют доминантные виды, по имени которых часто называется все сообщество. Хотя животные и являются частью сообщества, обычно растения определяют характер и название всего сообщества. Изучая сообщество, эколог не только подразделяет его на отдельные виды, но и описывает его распределение по вертикали (ярусность) и по горизонтали (от центра к границам сообщества).

Виды в какой-либо области могут измениться, если они не находятся в равновесии с условиями среды. Поэтому молодое сообщество может состоять из популяций видов, которые через несколько лет отомрут и будут замещены другими видами. Зрелое сообщество состоит из популяций видов, которые находятся в равновесии с условиями среды. Его структура сохраняется неизменной в течение достаточно длительного времени. Все виды такого сообщества воспроизводятся, а не вытесняются другими видами.

За время существования человека, по мере совершенствования технологических средств и роста популяций, человек разрушал естественные связи природы все сильнее. Теперь в распоряжении человека осталось мало времени. Если он окажется не в состоянии осознать тот факт, что человечество представляет собой часть природы, если он не начнет использовать свои ресурсы намного разумнее, условия его существования и перспективы выживания как вида значительно ухудшатся.

КАТАЛОГ ПРИРОДЫ

Краткая классификация организмов была представлена в конце главы 2. Классификация, приведенная в настоящем приложении, гораздо шире, чем предыдущая, но и она далеко не полная. Это сделано в расчете на то, что читатели будут пользоваться этим разделом в основном для получения справок, а не для изучения, поскольку неспециалистам нет необходимости запоминать научную терминологию классификации различных групп организмов.

ГРУППА ПРОСТЕЙШИХ

Тип Schizomicophyta. (Бактерии, вирусы, риккетсии).

Исключительно мелкие организмы без четко выраженного ядра. Большинство из них лишено хлорофилла. Бактерии могут быть классифицированы в соответствии с формой бактериальной клетки: кокки (сферическая), бациллы (палочковидная), спириллы (спиральная). Могут встречаться в одиночку или группироваться в колонии. Отдельные клетки могут быть соединены в цепочки. Многие из них имеют жгутики, помогающие им передвигаться, хотя движения эти весьма ограничены. Сложный молекулярный состав и структура. Около 1500 видов.

Класс Microtatiobolotes. Вирусы и риккетсии (0,01 — 0,6 мкм). Растут и размножаются только внутри живых клеток.

Порядок Virales (вирусы). Размеры от 0,01 до 0,3 мкм. Вирусы вызывают многие болезни человека, такие, как оспа, ветряная оспа, лихорадка, бешенство, полиомиелит и многие другие. Животные и растения также подвержены вирусным заболеваниям.

Порядок Rickettsiales (риккетсии). Размеры 0,3 до 0,6 мкм. Риккетсии являются паразитами членистоногих, однако многие из них являются возбудителями болезней человека, например лихорадка скалистых гор, эпидемического тифа.

Класс Schizomycetes. Настоящие бактерии (от 0,5 до 50 мкм). Все одноклеточные, многие подвижны. Могут расти и размножаться на очень разнообразных источниках питания, как живых, так и неживых.

Порядок Pseudomonadales. Некоторые фотосинтезирующие либо хемосинтезирующие. Например: Thiorhodaceae, Vibrio comma (вызывают холеру).

461

Порядок Eubacteriales. Настоящие бактерии. Этот порядок включает больше всего видов бактерий, интересных для человека. Например: Escherichia coli, Diplococcus, Staphylococcus, Streptococcus, Bacillus.

Порядок Actinomycetales. Эти бактерии имеют тенденцию ветвиться. Иногда их относят к «плесневым бактериям». Например: Mycobacterium tuberculosis (вызывает туберкулез), Streptomyces.

Порядок Spirochaetales. Клетка имеет спиральную форму, все формы подвижны. Жгутики отсутствуют. Например, Treponema pallidum (вызывает сифилис).

Тип Myxophyta. (Сине-зеленые водоросли). Самые примитивные из водорослей, в большинстве — обитатели влажных мест. Одиночные клетки, колонии, нитевидные или листовидные формы. Размножаются, по-видимому, бесполом путем. Ни пластид, ни организованных ядер не обнаружено. Синеватый цвет обусловлен преимущественно фикоцианином. Кроме того, присутствуют хлорофилл-а и каротиноиды. Запасаемый продукт хролофилл-а и каротиноиды. Около 2500 видов. Например: Gloeocapsa, Oscillatoria, Nostoc, Merismopedia.

Тип Mastigophora. (Жгутиковые). Передвигаются с помощью хлыстообразных придатков, называемых жгутиками. Встречаются

поодиноким или колониями. Переходные формы между растительными и животными организмами. Некоторые способны к фотосинтезу. Многие захватывают пищу и по питанию вполне похожи на животных. Некоторые — паразиты. Колониальные формы жгутиковых рассматривают как переходные между простейшими и многоклеточными растениями, а также между простейшими и губками.

Класс Phytomastigina. Растениевидные жгутиковые. Например: *Euglena*, *Cryptomonas*.

Класс Dinoflagellata. Например: *Ceratium*, *Gymnodinium*, *Noctiluca*.

Класс Zoomastigina. Жгутиковые, похожие на животных. Например: *Trypanosoma*, *Chilomonas*, *Calonympha*.

Тип Ciliophora. (Реснитчатые).

Простейшие, напоминающие животных, движение с помощью ресничек. Самые крупные и наиболее сложно организованные среди простейших. Обычно содержат два ядра: микронуклеус и макронуклеус. Описано около 10 000 видов. Например: *Paramecium*, *Didinium*, *Stentor*, *Euplotes*, *Vorticella*.

Тип Sarcodina. (Корненожки).

Простейшие, похожие на животных, движение с помощью псевдоподий. Многие образуют сложные оболочки или скелетные структуры; другие представляют собой кусочки голой цитоплазмы. Обычно этот тип делят на пять классов. Например: *Amoeba*, *Foraminifera*, *Radiolaria*.

Тип Sporozoa. (Споровики).

Паразитические простейшие с усложненными жизненными циклами. Обычно без двигательных структур (у некоторых псевдоподии или жгутики можно наблюдать на определенных стадиях жизненного цикла). Сократительные вакуоли отсутствуют. Например: *Elmeria stiedae* (вызывает кокцидоз у кроликов), *Plasmodium* (переносится комарами, вызывает малярию у птиц, животных и человека), *Babesia* (переносится клещом, возбудитель Техасской лихорадки крупного рогатого скота).

Тип Myxomycetes. (Слизевики).

Группа очень простых организмов, для которых характерны признаки как растений, так и животных. Отдельные особи могут представлять единую массу цитоплазмы с сотнями ядер, не разделенную на клетки. Такая масса передвигается и поглощает пищу наподобие гигантской амёбы. Размножаются спорами, которые у представителей некоторых родов имеют целлюлозную оболочку. Споры образуются в спорангиях (характерно для растений). Широко распространены. Встречаются во влажных местах на гниющих остатках растений. Например: *Lycogala*.

Тип Chlorophyta. (Зеленые водоросли).

«Травянисто-зеленые водоросли» в большинстве своем живут в водоемах. Одиночные клетки подвижны или неподвижны, подвижные или неподвижные колонии, нитевидные, лентовидные или трубчатые формы.

Половое размножение часто осуществляется посредством слияния подвижных гамет или другими способами, известны и половой и бесполой

способы размножения. Клетки высокоорганизованы. Для этого типа характерно присутствие хлорофилла-а, хлорофилла-б, ксантофиллов и β-каротина, пигментов, характерных для высших растений. Запасаемое вещество — крахмал. Около 5700 видов. Например: *Chlamydomonas*, *Volvax*, *Gonium*, *Reidiastrum*, *Spirogyra*, *Ulva*.

Тип Chryzophyta. (Золотистые водоросли).

Простые водоросли, в которых преобладают каротин и ксантофиллы. Продукты фотосинтеза часто запасаются в виде жира, но не в форме крахмала. Большинство одноклеточные, однако известны колониальные, нитевидные и трубчатые формы. Около 5700 видов.

Класс Xanthophyceae. Желто-зеленые водоросли. Внешне похожи на зеленые водоросли. Характерны пигменты: хлорофиллы -а и -е, β-каротин и ксантофилл. В этих клетках обычно присутствуют жир и лейкозин. Например: *Tribonema*, *Vaucheria*.

Класс Chrysophyceae. Золотисто-бурые водоросли. Главным образом планктонные формы, редко встречающиеся в больших количествах. Характерные пигменты: хлорофилл-а, β-каротин и два ксантофилла. Подвижные клетки с одним длинным и другим более коротким жгутиками. Например: *Synura*, *Dinobryon*, *Ochromonas*.

Класс Bacillariophyceae. Диатомовые водоросли. Клеточные стенки содержат соединения кремния и состоят из двух половинок наподобие коробки. Характерные пигменты: хлорофиллы -а и -с, β-каротин и ксантофиллы. Например: *Pinnularia*, *Navicula*, *Melosira*.

Тип Phaeophyta. (Бурые водоросли).

Морские водоросли, часто с довольно сложно устроенным телом. Растения обычно буроватого или оливково-зеленого цвета.

Характерны пигменты: хлорофиллы -а и -с, β-каротин и ксантофиллы, особенно фукоксантин. Запасают углевод ламинарин. Клеточные стенки часто окружены экономически важным веществом — альгином. Известно около 900 видов. Например: *Ectocarpus*, *Laminaria*, *Fucus*, *Macrocystis*.

Тип Rhodophyta. (Красные водоросли).

В основном морские водоросли, обычно красноватого цвета. Для многих известны жизненные циклы исключительной сложности, подвижные половые клетки отсутствуют. Характерны пигменты: хлорофиллы -а и -d, каротиноиды и фикоэритрин. Запасаемый продукт — особый крахмал. Известно около 25 000 видов. Например: *Porphyra*, *Nemalion*, *Polysiphonia*, *Batrachospermum*, *Lemanea*.

Тип Myxophyta. (Грибы).

Организмы, похожие на растения, без хлорофилла, без настоящих корней, стеблей и листьев. В большинстве сапрофитные организмы, однако некоторые являются паразитами растений или животных. Тело организма, называемое мицелием, состоит главным образом из системы групп клеток нитевидной формы.

Класс Phycomycetes. Грибы-водоросли. Мицелий главным образом трубчатый, без поперечных перегородок. Существуют и сухопутные и водные

виды. Половое размножение посредством зигоспор или ооспор. Около 1000 видов. Например: *Synchytrium*, *Allomyces*, *Saprolegnia*, *Rhizopus*, черная хлебная плесень.

Класс *Ascomycetes*. Сумчатые грибы. Мицелий с выраженными перегородками. Главным образом сухопутные. Обычный компонент лишайников. Споры образуются в специальных образованиях — сумках, которые возникают после полового слияния гамет. Около 12 500 видов. Например: *Saccharomyces*, дрожжи, *Penicillium*, *Neurospora*, *Aspergillus*, *Morchella*, сморчки, *Ceratostomella* (вызывает болезнь голландского ильма).

Класс *Basidiomycetes*. Головные грибы. Мицелий многоклеточный. Клетки часто двуждерные. Обычно крупные сухопутные спораносцы. Споры образуются на поверхности особой клетки (базидии), образующейся в результате полового процесса. Около 1 300 видов. Например: *Puccinia*, ржавчина пшеницы, *Ustilago*, головня зерновых, *Psalliota*, съедобные грибы.

Класс *Deuteromycetes*. Несовершенные грибы. Все грибы, у которых половое размножение неизвестно. Около 10 500 видов. Например: *Trichophyton*еae, группа грибов, вызывающих стригущий лишай, раздражение кожи от бритья и эпидермифитию.

ГРУППА РАСТЕНИЙ

Тип *Bryophyta*. (Мхи).

Мелкие растения без настоящих корней, стеблей или листьев, но часто по внешнему виду похожие на сосудистые растения. Органы полового размножения многоклеточные, окруженные чехлом из стерильных клеток. Основное поколение — гаметофит; спорофит часто паразитирует на гаметофите. Около 22 000 видов.

Класс *Hepaticae*. Печеночники. Растения, по форме часто напоминающие печень. Во многих случаях с четко выраженной дорзовентральной симметрией. Спорофиты мелкие, короткоживущие. Примеры: *Riccia*, *Pellia*, *Marchantia*.

Класс *Anthocerotae*. Роголистники. По внешнему виду гаметофиты похожи на печеночников; спорофиты много крупнее, почти независимы. Например, *Anthoceros*.

Класс *Musci*. Мхи.

Тело растения не уплощено, часто покрыто листьями. И гаметофиты и спорофиты относительно долгоживущи. Примеры: *Sphagnum*, *Rhodobryum*, *Mnium*, *Polytrichum*.

Тип *Tracheophyta*. (Сосудистые растения).

Растения сложного строения. Основное поколение — спорофит. Гаметофиты часто микроскопических размеров, паразитирующие на спорофите. Развита проводящая система.

Подтип *Psilopsida*. Безлиственные растения, не имеющие корней, представленные двумя поколениями. Спорангии располагаются на концах ветвей, но у живущих в настоящее время форм — латерально. Четыре вида. Примеры: *Psilotum*, *Tmesipteris*.

Подтип *Lycopsida*. Плауны, полушники. Растения с многочисленными спирально расположенными мелкими листочками. Спорангии, располагающиеся в пазухах спорофиллов, часто собраны в шишечки. Около 1 000 видов. Примеры: *Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoetes*.

Подтип *Sphenopsida*. Хаощи. Жесткие растения со складчатыми и бороздчатыми суставчатыми стеблями. Рудиментарные листья собраны в небольшие мутовки. Спорангии на сильно измененных спорофиллах, которые собраны в шишечку. Около 25 видов. Например, *Equisetum*.

Подтип *Pteropsida*. Папоротники, голосеменные и покрытосеменные. Листья и стебли обычно крупные и более сложного строения.

Класс *Filicinea*. Папоротники. Стебли обычно подземные, листья сложные. Многочисленные спорангии сгруппированы главным образом на нижней поверхности листьев. Для свободноплавающих половых клеток необходима вода. Около 10 000 видов. Примеры: *Azolla*, *Marsilea*, *Botrychium*, *Asplenium*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Polypodium*.

Класс *Gymnospermae*. Голосеменные, шишконосные растения. Стебли и листья сложные, споры образуются в специальных шишках. Семена не заключены в плод, «голые». Половые клетки подвижные либо неподвижные, заключены в пыльцевую трубку. Для оплодотворения свободная вода не обязательна. Около 700 видов. Примеры: *Guncas*, *Pinus*, *Cedrus*, *Jniperus*, *Thuja*, *Ephedra*, *Welwitschia*.

Класс *Angiospermae*. Цветковые растения. Стебли и листья сложные, споры образуются в цветке. Семена заключены в плод. Неподвижные половые клетки заключены в пыльцевую трубку. Порядки среди цветковых растений в ряде случаев выражены нечетко. Ботаники в классификации опираются главным образом на семейства. Ниже приведено описание нескольких наиболее распространенных из 300 описанных семейств.

Подкласс *Dicotylegoneae*. Двудольные. Цветковые растения, зародыш которых имеет две семядоли. Число частей цветка у двудольных равно или кратно четырем или пяти, жилкование листьев сетчатое, сосудистая ткань расположена в центре стебля, имеется камбий. Около 200 000 видов.

Семейство *Ranunculaceae*. Лютики. Травянистые растения; лепестков пять или более; обычно желтого или белого цвета; тычинок десять или более; пестиков пять или более; завязь верхняя. Например, лютик, калужница, водосбор.

Семейство *Cruciferae*. Крестоцветные. Лепестков четыре, чашелистиков четыре, завязь верхняя. Тычинок два набора, четыре длинные и две короткие (изредка только две или четыре); часто с капустным или редечным запахом. Например, капуста, желтофиоль, редиска, репа.

Семейство *Rosaceae*. Розы. Травянистые растения, кустарники, деревья. Чашелистики и многочисленные тычинки собраны в кольцо (гипантий),

окружающее плодолистики; листья обычно с прилистниками; цветки правильные, обычно полные; завязь одна или много, верхняя или нижняя. Например, розы, вишня, слива, яблоня, клубника.

Семейство Leguminosae. Бобовые. Цветки обычно как у гороха (редко правильные); листья обычно сложные; плод — боб (вроде стручка гороха); травянистые растения, кустарники или деревья; тычинок от четырех до десяти. Например, бобы, горох, люцерна, клевер, акация.

Семейство Polemoniaceae. Флоксы. Травянистые растения; цветки полные, правильные, венчик из пяти сросшихся лепестков, тычинок пять, тычиночные нити прикреплены к трубке венчика, завязь верхняя; столбик пестика разделен на три нитевидных рыльца. Например, флокс, *Polemonium*.

Семейство Labiatae. Губоцветные. Мята. Листья супротивные; стебли обычно в сечении квадратные; растения часто ароматичные; цветки неправильные; чашечка из пяти сросшихся чашелистиков, обычно двугубая; завязь верхняя, обычно четырехдольная; плод состоит из четырех мелких орешков; тычинок четыре, две неравные пары. Например, яснотка, мята перечная, мята колосистая, шанура, котовник.

Семейство Umbelliferae. Зонтичные. Травянистые растения; цветки мелкие, обычно собраны в простой или сложный зонтик; лепестков пять, тычинок пять; листья очередные, обычно сложные; завязь нижняя. Например, петрушка, пастернак, морковь, укроп.

Семейство Caprifoliaceae. Жимолости. Кустарники или лианы с супротивными листьями без прилистников, цветки правильные или неправильные; венчик из сросшихся лепестков, пять тычинок, помещающихся в долях венчика; завязь нижняя. Например, жимолость, калина.

Семейство Compositae. Сложноцветные. Цветки в соцветиях, выглядящих как один цветок. Лепестки сросшиеся, завязь нижняя, тычинок, приросших к венчику, пять, пыльники сросшиеся. Например, одуванчик, астры, маргаритки, подсолнечники.

Подкласс Monocotyledoneae. Однодольные. Цветковые растения, зародыш содержит одну семядолю. Число частей цветка кратно или равно трем, жилкование листьев параллельное, сосудистые пучки разбросаны по всему стеблю, камбий отсутствует. Около 50 000 видов.

Семейство Alismataceae. Травянистые водные или болотные растения; листья обычно широкие, черешковые, расширенное основание листа образует влагалище, чашелистиков три, лепестков три, раздельные; плодолистиков от нескольких до многих; завязь верхняя. Например, *Alisma*, *Sagittaria*.

Семейство Commelinaceae. Традесканции. Травянистые растения, иногда суккуленты; листья супротивные, расширенные основания образуют влагалище; чашелистиков три, зеленые, не опадающие; лепестков три, обычно окрашенные и быстро вянувшие, завязь верхняя, тычинок шесть. Например, традесканция.

Семейство Bromeliaceae. Бромелиевые. В большинстве случаев эпифиты с узкими мясистыми листьями. Основания листьев часто кувшинообразно утолщенные, собирающие большое количество воды. Цветки собраны в соцветие, правильные, чашелистиков три, лепестков три, часто ярко окрашенных. Например, испанский мох, ананас.

Семейство Amaryllidaceae. Амариллисовые. Травянистые растения с тремя лепестками и тремя чашелистиками, одинаково окрашенными; тычинок шесть, завязь нижняя. Очень похожи на лилейные, за исключением нижней завязи. Например, амариллис.

Семейство Liliaceae. Лилейные. Очень похожие на амариллисовые, за исключением того, что у растений этого семейства завязь верхняя. Например, лилии, лук, эритрониум, смилакс.

Семейство Cyperaceae. Осоки. Растения, похожие на злаки, основания листьев полностью охватывают стебель, цветки полные либо неполные, замещенные одной или двумя чешуйками, завязь верхняя. Иногда окружена мешочковидным вздутием. Например, папирус, осока.

Семейство Gramineae. Злаки. Листья обычно узкие, состоящие из ножевидной листовой пластинки и влагалища, охватывающего стебель; цветки мелкие, окруженные чешуйками прицветника (шелуха, мякина); без выраженных чашелистиков и лепестков; цветки собраны в колоски. Например, полевица, бамбук, кукуруза, овес, пшеница.

ГРУППА ЖИВОТНЫХ

Тип Porifera. (Губки).

Примитивные животные, живущие в воде, главным образом морские и всегда прикрепленные. Обычно образуют колонии или растут, слившись в одну массу, в которой трудно различить отдельные особи. Стенка тела состоит из двух слоев клеток, внутренний слой образован «воротничковыми» клетками. Поры в стенке тела соединяются с внутренней системой каналов. Скелет образован известковыми спикулами или состоит из спонгина. Около 3000 видов, которые разделяют на три класса:

Класс Calcispongiae. Губки с известковым скелетом, система каналов простая, мелкие. Например, *Grantia*, *Scypha*, *Leucosolema*.

Класс Hyalospongiae. Стекланные губки. Более крупные и более сложные; скелет состоит из кремнезема. Например, корзинка Венеры.

Класс Demospongiae. Губки с роговым скелетом или без скелета, сложная система каналов. Большие, массивные формы обычны. Например, греческая губка.

Тип Coelenterata. (Кишечнополостные).

Главным образом морские животные. Стенка тела, состоящая из двух слоев: наружного — эктодермы и внутреннего — энтодермы, окружает мешкообразную пищеварительную полость с единственным отверстием — ртом. Лучевая сим-

метрия. Сегментация отсутствует. У всех представителей типа тело имеет мешкообразную форму, с небольшими модификациями. У полипов форма тела трубчатая, у медуз — колоколообразная. Эти животные обычно имеют щупальцы, снабженные высоко специализированными стрекательными клетками. Тип насчитывает около 9 000 видов, которые делятся на 3 класса:

Класс Hydrozoa. Мелкие одиночные организмы, древовидные колонии или сложные колониальные индивидуумы. Примеры: гидра, Португальский кораблик, Obelia.

Класс Scyphozoa. Настоящие медузы. Гонады эндодермального происхождения. Много крупных индивидуумов. Например, Aurelia.

Класс Anthozoa. Встречаются поодиночке или массивными колониями. Преобладает форма полипа. Одна группа образует чашеобразную массу, состоящую из карбоната кальция. Например: морские анемоны, кораллы.

Тип Ctenophora. (Гребневники).

Небольшая группа морских студнеобразных животных, стоящих на несколько более высокой ступени развития, чем кишечнополостные.

Тип Platyhelminthes. (Плоские черви).

Черви, сильно уплощенные в спинно-брюшном направлении. Двусторонняя симметрия. Присутствует третий слой клеток — мезодерма. Свободно живущие и паразитирующие формы. Около 6 000 видов; делятся на 3 класса.

Класс Turbellaria. Свободно живущие плоские черви, обычно обитатели моря, но есть среди них и жители пресных вод и сухопутные. Клетки эктодермы снабжены ресничками. Например, Planaria.

Класс Trematoda. Паразитические плоские черви, обычно имеют присоски. Например, трематоды.

Класс Cestoda. Паразиты, форма тела обычная, ленточная. Имеют головку, снабженную присосками и, возможно, крючками. Например, солитер.

Тип Nemertea. (Ленточные черви).

Тип, насчитывающий небольшое количество представителей, родственных Platyhelminthes. В основном морские жители. Размеры представителей этого типа сильно варьируют от мелких до очень крупных (представители одного из видов достигают 30 метров).

Тип Nematoda. (Круглые черви).

Паразиты и свободноживущие. Двусторонняя симметрия. Пищеварительная система трубчатая, с ротовым и анальным отверстиями. Полость тела выражена плохо. Тело вытянутое, цилиндрической формы, обычно заострено с обоих концов. Вероятно, около 10 000 видов. Примеры: Ascaris, Trichina (вызывает трихиноз); Wucheria (вызывает слоновую болезнь); Enterobius (острица); Necator (вызывает анкилостомоз).

Тип Nematomorpha. (Волосатики).

Небольшая группа исключительно длинных и тонких червей, живущих в пресных и морских водах. Паразитируют в членистоногих на ранних стадиях развития.

Тип Acanthocephala. (Власоглавы).

Круглые черви с острым концом тела, служащим для прикрепления, паразитируют в кишечнике позвоночных.

Тип Trochelminthes. (Коловратки).

Животные микроскопических размеров, обитатели пресных и морских вод, имеющие хорошо развитую полость тела и системы органов.

Тип Bryozoa. (Мшанки).

Мелкие, прикрепленные, несегментированные, главным образом морские животные. Ротовое отверстие окружено короной щупалец, кишечник V-образный, анальное отверстие рядом с ротовым. Известно около 1 200 видов.

Тип Brachlopoda. (Плеченогие).

Морские животные с двумя симметричными половинами тела, между которыми находится пара «рук», снабженных щупальцами. Внешне напоминают моллюсков. Ископаемые группы, имеют большое значение.

Тип Phoronidea. (Оседлые морские животные, похожие на червей).

Небольшая группа животных, роющих норки на дне моря.

Тип Chaetognatha. (Щетинковые черви).

Полдюжины родов мелких прозрачных морских животных. Можно наблюдать у поверхности моря в огромных количествах.

Тип Mollusca. (Моллюски).

Улитки, ракушки, каракатицы и осьминоги. Мягкотелые, несегментированные животные без суставчатых конечностей. Двусторонняя симметрия с уклоном в асимметрию (улитки). Обычно присутствует раковина (у некоторых отсутствует или находится в рудиментарном состоянии); жабры; мантия и мантийная полость; «нога». Большинство обитатели моря, однако среди представителей есть и пресноводные и наземные. Описано около 80 000 видов, живущих в настоящее время, и многочисленные ископаемые. Тип обычно делят на пять классов.

Класс Amphineura. Моллюски с раковиной, состоящей из восьми наложенных друг на друга пластинок (явных или скрытых), головной отдел не выражен; мускулистая «нога» широкая и плоская. Например, хитон.

Класс Gastropoda. Брюхоногие моллюски с отчетливо выраженным головным отделом, многие с закрученной раковиной (отсутствует у слизней). Например, улитки и слизни.

Класс Scaphopoda. Жители морей. Раковина и «нога» клыкообразные. Относительно малочисленная группа.

Класс Pelecypoda. Двустворчатые моллюски, головной конец не выражен. Например, мидия, перловица.

Класс Cephalopoda. Головоногие, моллюски. Морские животные. С раковиной или без раковины. Хорошо развитый головной отдел имеет глаза;

«нога» превращена в щупальца с присосками в виде дисков. Примеры: кораблик, каракатица, осьминог.

Тип Annelida. (Кольчатые черви).

Кольчатые черви такие, как дождевые черви, морские черви и пиявки. Двусторонняя симметрия, относительно сложная система органов, нечленистые конечности, если они присутствуют; сегменты тела более или менее одинаковы. Морские, пресноводные или сухопутные животные. Близкие родственники членистоногих. 8 000 описанных видов разделяют на два малых и три больших класса.

Класс Polychaeta. Почти полностью жители моря. Роющие норки либо строящие трубки вокруг тела. Обычно у каждого сегмента тела имеется пара боковых выступов вроде конечностей, такие же выступы имеются на голове. Например, нереис.

Класс Oligochaeta. Большинство приспособилось к пресной воде либо к сухопутному образу жизни. Конечности редуцированы либо совсем отсутствуют. Например, дождевые черви.

Класс Archiannelida. Небольшая группа примитивных кольчатых червей.

Класс Hirudinea. Пресноводные или сухопутные. Приспособились к эктопаразитизму. Конечности отсутствуют. Имеют две присоски. Пример: пиявки.

Класс Gephyrea. Дегенеративные формы, обитающие в полосе прибора. Классификация сомнительна.

Тип Arthropoda. (Членистоногие).

Ракообразные, губоногие, насекомые, паукообразные и родственные им. Животные сложные, с хорошо выраженной сегментацией тела. Отдельные сегменты могут группироваться или сливаться, образуя определенные части тела. Органы дыхания представлены жабрами или трахеями либо их модификациями. Брюшная нервная цепочка, кровеносная система не замкнута. Распространены по всему земному шару. В настоящее время известно 650 000 живущих видов, из которых 600 000 насекомых, 90% всего животного царства. Классификация разнообразна, однако обычно выделяют следующие классы.

Класс Onychophora. Червеобразные членистоногие, живущие в тропиках. Имеют много парных ножек, сегментация которых выражена слабо; дыхательная система подобно насекомым, состоит из воздухоносных трубочек — трахей. Эти животные представляют особый интерес, поскольку в них сочетаются признаки кольчатых червей и членистоногих. Иногда их выделяют в особый тип. Например, перипатус (Peripatus).

Класс Crustacea. Ракообразные. Членистоногие с двумя парами антенн, дышат жабрами. Большинство из них водные жители, однако среди них встречаются и сухопутные, живущие в условиях повышенной влажности. Например, омар, речной

рак, крабы, креветки, морские желуди, мокрицы, водяные блохи.

Класс Arachnida. Паукообразные. Членистоногие, не имеющие антенн, с четырьмя парами ножек, дышат трахеями либо «легкими скорпионов», сегментация редуцирована. Примеры: пауки, клещи, скорпионы, мечехвост.

Класс Chilopoda. Губоногие. Членистоногие с вытянутой формой тела, внешне напоминающие червей. Специализация отдельных сегментов тела выражена слабо. Одна пара ядовитых челюстей. Тело уплощено, каждый сегмент имеет по паре ходильных ножек на брюшной стороне. Пример: многоножки.

Класс Diplopoda. Двупарноногие. Членистоногие с вытянутым телом, внешне похожие на червей. Специализация сегментов выражена слабо. Одна пара коротких антенн. Тело окаймлено бахромой из ходильных ножек, из которых по две пары приходится на каждый сегмент брюшка. Пример: тысяченожки.

Класс Insecta. Насекомые. Членистоногие с одной парой антенн, тремя парами ножек и дыхательной системой, состоящей из трахей. Тело обычно разделено на голову, грудь и брюшко. Многие имеют крылья. Некоторые наиболее распространенные отряды и их типичные признаки:

Отряд Thysanura. Чешуйницы. Мелкие бескрылые насекомые с чешуйками, покрывающими тело наподобие рыбной чешуи; хвостовой отдел с тремя длинными щетинками.

Отряд Collembola. Ногохвостки, вилохвосты. Мелкие бескрылые насекомые. На брюшке часто располагается орган, служащий для прыгания.

Отряд Orthoptera. Прямокрылые. Саранча, тараканы, богомолы, кузнечики. Средние и крупные насекомые; сухопутные; передние крылья кожистые, задние сложены наподобие веера; жующие ротовые части.

Отряд Isoptera. Термиты. Мелкие, мягкотелые насекомые, похожие на муравьев, крылатые и бескрылые формы, жующие ротовые части. Насекомые общественные.

Отряд Anoplura. Вши. Мелкие бескрылые насекомые. Сосущие или колющие ротовые части. Паразиты.

Отряд Homoptera. Равнокрылые. Цикады, тли, щитовки. Крылья либо отсутствуют, либо две пары крыльев, сросшихся вместе. У основания головы — суставчатый хоботок для сосания.

Отряд Hemiptera. Полуужестоккрылые. Настоящие клопы. Бескрылые или с двумя парами крыльев, с частично утолщенной передней парой крыльев. От передней части головы отходит суставчатый хоботок для сосания.

Отряд Odonata. Стрекозы, красотки. Довольно крупные насекомые с двумя одинаковыми парами крыльев, антенны короткие, тело длинное, тонкое. Личиночные формы живут в воде.

Отряд Ephemera. Поденки. Две пары прозрачных крыльев, задняя пара меньшего размера. Длинные двух- или трехнитчатые «хвосты». Личиночные формы живут в воде.

Отряд Lepidoptera. Чешуекрылые. Бабочки. Две пары крыльев, покрытых чешуйками. Ротовые части образуют длинный сосательный хоботок, свернутый спиралькой.

Отряд Diptera. Двукрылые. Мухи, москиты и их родственники. Обычно насекомые с одной парой крыльев, мелкие или среднего размера; антенны маленькие, глаза большие, сосущие ротовые части.

Отряд Coleoptera. Жесткокрылые. Жуки. Крылья отсутствуют или их две пары. Передняя пара образует жесткие надкрылья, под которыми сложена задняя пара; жующие ротовые части, антенны обычно короткие.

Отряд Hymenoptera. Перепончатокрылые. Пчелы, осы, муравьи. Крылья отсутствуют либо их две пары, скрепленные между собой. Задняя пара крыльев меньше; жующие или сосущие ротовые части. Единственный отряд, представители которого имеют «жала».

Тип Echinodermata. (Иглокожие: морские звезды, морские ежи).

Морские звезды, офиуры, морские ежи, морские огурцы, морские лилии. Все морские жители. Сложные. Взрослые формы имеют радиальную симметрию тела (обычно в плане пятилучевую); личиночные — двустороннюю. Шиповатая кожа; стенки тела содержат обызвествленные пластинки (могут быть редуцированы); сосудистая система заполнена водой; большой целом. Около 6 000 видов, живущих в настоящее время, делят на пять классов.

Класс Crinoidea. Морские лилии. Иглокожие, имеющие вид растений. С длинными щупальцами, обычно разветвленными, и часто со стеблем, прикрепленным к морскому дну. Представитель — морская лилия.

Класс Asteroidea. Морские звезды. Иглокожие, чаще всего в форме пятилучевой звезды, у которых центральный диск имеет пять правильно расположенных выростов (или лучей). Например, морская звезда.

Класс Ophiuroidea. Офиуры. Иглокожие с пятью щупальцами (иногда разветвленными), резко отграниченными от центрального диска и без брюшных бороздок. Например, змеехвостки, офиуры.

Класс Echinoidea. Морские ежи. Сферические или дисковидные, без щупалец, но покрытые длинными иглами или короткими волосообразными выростами, отходящими от скелетных пластинок. Например, морские ежи, шаровидные и плоские.

Класс Holothuroidea. Голотурии. Иглокожие с продолговатым телом, без выростов, но со щупальцами вокруг ротового отверстия. Другие без

шиповатой кожи, но с микроскопическими скелетными частицами, погруженными в кожистую стенку тела. Например, морские огурцы.

Тип Chordata. (Хордовые).

Для животных, принадлежащих к этому типу, на некоторых стадиях развития характерно наличие нотохорда; дорзальная полая нервная трубка и жаберные щели, расположенные в области глотки. Хорошо выражены сегментация и целом. Существующие около 70 000 видов хордовых делятся на четыре подтипа. Первые три могут быть объединены под названием Protochordata. Оставшийся подтип — позвоночные — может быть разделен на семь классов.

Подтип Hemichordata. Полухордовые. Червеобразные роющие морские животные. Тело четко разделено на три отдела. Дорзальная полая нервная трубка в области воротничка. Жаберные щели расположены в области глотки. Внутренний скелет отсутствует. Сходство личиночных стадий с личинками иглокожих свидетельствует об общности происхождения.

Подтип Urochordata. Оболочники. Мелкие морские животные. Личиночные формы свободноплавающие, взрослые — ведут сидячий образ жизни. Внутренний скелет отсутствует; нотохорд и дорзальная часть нервной системы у взрослых животных дегенерируют.

Подтип Cephalochordata. Головохордовые. Ланцетники. Мелкие, свободноплавающие прозрачные морские животные с рыбообразным телом. Хорошо развиты полая дорзальная нервная трубка, нотохорд и жаберный аппарат.

Подтип Vertebrata. Позвоночные. Присутствующий у эмбрионов нотохорд заменяется у взрослых форм на позвоночный столб, представляющий центральную ось внутреннего скелета. Хорошо развитый головной мозг защищен хрящевым или костным черепом. Большинство имеет парные конечности и почти все органы обоняния, уши и глаза. Большинство хордовых принадлежит этому подтипу. Их можно разделить на следующие классы:

Класс Agnatha. Круглоротые. Бесчелюстные рыбы. Миноги, миксины и другие угреподобные рыбы имеют дисковидный сосущий рот и не имеют парных конечностей (плавников). У них хрящевой скелет и двухкамерное сердце.

Класс Chondrichthyes. Хрящевые рыбы. Морские рыбы с настоящими челюстями и парными конечностями (плавники). Наиболее важные представители этого класса — акулы и скаты. Сердце двухкамерное.

Класс Osteichthyes. Костные рыбы. К этой группе относится большинство современных рыб. Животные с костным скелетом, чешуей и плавательным пузырем. Сердце двухкамерное.

Класс Amphibia. Саламандры, лягушки, жабы. Животные с влажной гладкой кожей. Чешуя отсутствует. Для личинок типичен водный образ жизни, дышат жабрами; для большинства взрослых

лых форм типичен наземный образ жизни, дышат легкими. Две пары конечностей, однако у некоторых видов конечности могут быть редуцированы; пальцы без когтей. Сердце трехкамерное.

Класс Reptilia. Пресмыкающиеся. Змеи, ящерицы, черепахи и крокодилы. Дышащие легкими животные, у большинства тело покрыто чешуей. Вода для размножения не обязательна; яйца с оболочками, содержащими жидкости, и скорлупой. Переходные формы между трех- и четырехкамерным сердцем.

Класс Aves. Птицы. Тело покрыто перьями. Скелет состоит из полых костей. Теплокровные (сохраняют постоянную температуру тела). Четырехкамерное сердце.

Класс Mammalia. Млекопитающие. Тело покрыто волосами. Детеныши рождаются живыми и питаются молоком, выделяемым молочными железами матери. Теплокровные животные с четырехкамерным сердцем. Некоторые из отрядов класса млекопитающих:

Отряд Monotremata. Однопроходные. Утконос, ехидна. Очень примитивные, рептилеобразные млекопитающие, обнаруженные на Австралийском континенте. Яйцекладущие, неплацентарные, с очень слабо развитыми молочными железами.

468 Отряд Marsupialia. Сумчатые. Опоссум, кенгуру. Животные, у которых детеныши рождаются недоразвитыми и затем донашиваются в сумке. Неплацентарные.

Отряд Insectivora. Насекомоядные. Землеройки, кроты. Мелкие насекомоядные млекопитающие, приспособленные к роющему образу жизни. Обычно с очень высоким уровнем метаболизма, очень прожорливы.

Отряд Chiroptera. Рукокрылые. Летучие мыши. Единственная группа летающих млекопитающих. Две основные группы: крупные летучие мыши тропиков, питающиеся фруктами, и более мелкие насекомоядные летучие мыши, обитающие повсеместно.

Отряд Primata. Приматы. Обезьяны и человек. Сильно развитый головной мозг, окруженный черепом, с глазами, расположенными на передней

поверхности головы. Обычно прямоходящие, большие пальцы противопоставлены остальным. На пальцах ногти вместо когтей.

Отряд Edentata. Неполнозубые. Муравьеды, броненосцы. Зубы либо отсутствуют, либо присутствуют в уменьшенном количестве. Эта группа животных, преимущественно насекомоядных или питающихся плодами, обитает в тропиках Нового Света.

Отряд Rodentia. Грызуны. Крысы, мыши, белки, ондатры, бобры. Широко распространенная на земном шаре группа в основном мелких млекопитающих, зубы которых приспособлены грызть — четыре больших резца с острыми режущими краями. Очень высокая воспроизводительная способность.

Отряд Lagomorpha. Зайцеобразные. Кролики и зайцы. Млекопитающие, очень похожие на грызунов, но с еще одной парой резцов.

Отряд Cetacea. Китообразные. Киты, дельфины, морские свиньи. Морские млекопитающие, передние конечности которых превратились в ласты, задние конечности отсутствуют. Волосяной покров сильно редуцирован, глаза маленькие и очень большая голова.

Отряд Carnivora. Хищные. Собаки, кошки, медведи, скунсы. Плотноядные, обычно с острыми клыками и высокоспециализированными зубами для захватывания и разрывания мяса.

Отряд Proboscidea. Слоны. Травоядные млекопитающие со специализированным носом (хоботом) и бивнями.

Отряд Sirenia. Сирены. Ламантины. Полностью водные травоядные с отсутствующими задними конечностями и широким уплощенным и расширенным хвостом.

Отряд Parissodactyla. Непарнокопытные. Лошадь, бегемот, зебра. Растительноядные копытные и пастбищные млекопитающие. С нечетным числом пальцев: один, три или пять.

Отряд Artiodactyla. Парнокопытные. Свиньи, овцы, олени, быки. Копытные растительноядные млекопитающие с четным числом пальцев. Многие виды имеют рога, простые или ветвистые.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Абиогенез 36—40 (см. также Самозарождение)
— возражения Нидхема 38—39
Абиогенное образование органических веществ, ультрафиолет 50, 52—55
Австралийцы 299
Агар 366¹
Агассиз Л, исследования развития морской звезды 211
Адаптация 31
— выделения 350—354
— и гомеостаз 328
— к дыханию в наземных условиях 334—335
— к жизни в обществе 434—444
— к запасанию воды 314
— системы общения пчел 442—443
— и отбор 31—33
— для переноса кислорода и углекислого газа 336—338
— и поведение 412—414
— цветковых растений 189—191
Аденин 68, 81, 94, 100—101
Адениннуклеотид 81
Аденозиндифосфат АДФ 69
Аденозинтрифосфат АТФ 68, 69, 71, 72, 142—144
Адреналин 327, 368
— и скорость сердечных сокращений 326
Азот 47, 48, 49, 51, 52—53
Азотистые основания 79—81
Аксон 377—378
Активная экскреция 357
Активный транспорт 74—76
— и выделение в почках 357
Актиния, табл. 7
Актомиозин 398
Актомиозиновый комплекс 398
Аллantoис 194—195
— у человека 198—199
Аллели 240
— множественные 246—249
— в популяционной генетике 275
— частота в генетическом пуле 276—278
Альбинизм как генетический признак 234—235
Альбумин 208
Амеба 61, 156; табл. 2
— деление 88—89
— ферменты 104

Американская порода крупного рогатого скота 282; табл. 20
Амилаза 344
Аминокислоты 55—58, 63, 100, 148
— и образование мочевины 358
— построение белка 56—58
— синтез в растениях 305
— фенилаланин 101
Аммиак 47—48, 52
— как продукт обмена 352—353
— и функция почек 358
Амнион 194—195
— у человека 198—199
Амфибии, табл. 12
— развитие яйца 214
Анальное отверстие 343
«Анатомия растений» Грю, Мальпиги 164
Андалузские куры 233
Андрогены 204
Антропоморфизм 405
Аорта 326, табл. 25
Аргинин 108—111
— участие в образовании мочевины 358
Аристотель 34—35, 162, 208—209
— происхождение жизни, самозарождение 34—35
— классификация 17
— развитие 208—209
Арифметическая прогрессия 418
Артерии 322, 326—327
Аскарида, табл. 7
Атмосфера бескислородная 304—305
— древняя 47—48, 57, 63
— современная 47
Атоллы 8—9
— гипотеза Дарвина об образовании 10—11
Атомная энергия, использование 271—274
Атомная теория Дальтона 48—49
— — современная 49
Атомы 49—52
АТФ 68, 147, 397—400
— и креатинфосфат 399—400
— и мышечное сокращение 397—400
— и сокращение жгутиков 157
— и фотосинтез 130—133
АТФ—актомиозиновый комплекс 399
Ауксины 366
Аутосомы 255
Аутотрофы 42
— образование на Земле 119
— образование и использование кислорода 118—119
— примитивные 119
— и фотосинтез 119, 122, 135

Ацетилхолин 382
— участие в регуляции сердечных сокращений 326

Б

Бабочки-монархи 416
Бабуины, исследование поведения 433
Бактерии, 18, 39—40, 69—72, 154—156, табл. 2
— брожение 69—72
— генетика 113—114
— классификация 18
— кокки, табл. 2
— мутации 107
— пищеварительного тракта 155
— половое размножение 114—115
— спириллы, табл. 2
— споры 155
— эксперименты Пастера 39—40
— — Энгельмана 309—310
Бактериофаги 85—86
Бейлис, работы по пищеварению 347—348
— исследования гормонов 367
Белки 55—57, 99—100
— и АТФ 157
— ферменты 65—66
Белохвостый олень 448—449
Беременность 199—201
Бернар 177
— концепция внутренней среды 328
— работы по регуляции 366
Бесполое размножение 187, 229
— почкование 207, 208
— и регенерация 226—227
— спорами 207
Бидл 108
Бикарбонатный ион в крови 338
Биогенез 36—41
— работы Нидхема 38—39
— Пастера 39—41
— Спалланцани 38—39
— Реди 36—38
— и теория эволюции 41
Биомасса 452
Биотический потенциал популяции 421
Биотин 107
Бластула 214—215
Близнецы идентичные 235—236
— разнояйцевые 235
Блуждающий нерв 382
— регуляция сердечных сокращений 325—326
Бобры, поведение 413

¹ Полу жирным шрифтом отмечены страницы, на которых данное понятие встречается впервые и дано его определение.

Бойсен-Йенсен, исследования гор-
монов растений 364 — 365
Боуменова капсула 355 — 356
Бриджес, генная теория 259 — 262
Броненосец 26
Брожение 69 — 72
— и дыхание 143
— в мышцах 398
Бронхи, бронхиолы 335
Броун, броуновское движение 51
Бурые водоросли, табл. 4
Бюхнер, исследования брожения
70

В

Вакуоль 147 — 148
— пищеварительная 341
Венерина мухоловка, табл. 29
— питания 341 — 342
— реакция на прикосновение
405
Вены 322
— движение крови, действие
клапанов 323—324, 326—327
Веретено деления 150—152
Виды 17, 18—19
— концепция Линнея 17 — 18
— концепция Рея 17
— изменения 27
— новые 29
— происхождение 268 — 287
— и сообщества 446—449
Вирусы 60, 85, 159—160
Вирхов Р. 167
Витамины 340
— группы D, роль в формиро-
вании скелета 392
— К 155
Влагалище 197 — 198
Внеклеточное пищеварение 341
Внутреннее оплодотворение 193—
194
Внутренняя среда 321
— и выделительная система
351
— и гомеостаз 328—330
— регуляция 177, 359
Внутренняя среда 321
— и выделительная систе-
ма 351
— и гомеостаз 328 — 330
— регуляция 177, 359
Внутриклеточное пищеварение 341
Вода, круговорот 452, табл. 45
Водные сообщества 446, табл. 47
Водомерка, табл. 9
Водород 49 — 52, 54 — 55
— в фотосинтезе 304
Водородная связь 92—93
Водоросли, Gloeocapsa 153, 154
— Nitella 75, 76
— Ulothrix 187, 188
— Volvox 172 — 173
— фотосинтез 306
— хлоропласты 308 — 309
— эксперименты Энгельмана
309 — 310

Водоросли см. также Сине-зеле-
ные водоросли, Зеленые водо-
росли, Красные водоросли
Водосбор (аквилегия), табл. 6
Волк 17 — 18
Вольвокс 172—173
Вольф К. 164, 209
Ворсинки кишечника 348 — 349
Вошь, табл. 9
Врожденное поведение 407 — 408
«Все или ничего», закон 380
Выделение у животных 351—354
— у растений 351
— эволюция процесса 350 — 351
Выделительная система у позво-
ночных 353 — 354
Выживаемость и поведение 412 —
413
— и сложная организация 173—
178
— и сообщества 446

Г

Гаметы 184
Гаплоидные клетки 185
Гаплоидная фаза 187
Гастрин 347
Гелиотропизм 362 — 366
— эксперименты Дарвина 362 —
364
Генетика бактерий 113 — 114
Генетический пул 275
— и возникновение новых видов
280 — 281, 283 — 285
— изменения 299 — 300
— изоляция 279 — 280, табл. 17
— поведенческие реакции 413
— расы человека 300 — 301
— частота аллелей 295—296
Геометрическая прогрессия 418
Геотропизм 403 — 404
Гетерозис 282
Гидра, 173—174, табл. 7
— нервная сеть 376 — 377
— пищеварение 342
— почкование 208
Гидролиз 56
— белков 56
— нуклеиновых кислот 79
— в пищеварении 343
Гипертиреоз 374
Гипоталамус 372 — 374
Гипотеза в науке 9, 12 — 14
Гипофиз 202 — 204
— и гипертиреоз 374
— гормоны 202 — 204
— репродуктивная система
202 — 204
— формирование костей 392
— щитовидная железа 372 — 374
Гистамин 347
Гладкие мышцы 392—393, 395
Глаз, рецепторы 383 — 384
— скорость мышечного сокра-
щения 396
— цвет радужной оболочки и
наследственность 291

Глаз, эмбриональная индукция
223 — 224
Глазное пятно у Chlamydomonas
157
Гликоген 368—370
— в мышцах 398
Gloeocapsa 154, табл. 2
Глотка 344
Глюкагон 368 — 370
Глюкоза 67 — 68
— обратное всасывание в поч-
ках 357
— распад в мышцах, гликолиз
398
— регуляция в крови 367 — 370
Глюкозофосфат 68, 71
— образование гликогена 369
Гниение и бактерии 155
Головной мозг 384
— дыхательный центр 338
— нервная система 384 — 389
— объединяющие функции 389
— рефлекторная деятельность
387 — 389
Голосеменные растения, табл. 5
Голотурия, табл. 10
Гомеостаз и выделительная систе-
ма 350 — 351
— и внутренняя среда 328—330
— гормональная регуляция
366 — 370
— и дисфункция щитовидной
железы 374
— контроль нервной системы
383 — 389
Гормоны 366—375
— гипофиза 202 — 204
— плаценты 204
— пищеварение 346—348
— и поведение 407
— половые 204
— как регуляторы 366 — 370
— и скелет 392
Граница сообщества, экотон 449
Греческая губка, табл. 7
Группы крови, генетическая осно-
ва 246—247
— генетическая частота, ра-
совое распределение
299—300
Губка, ответ на раздражение 376
— скелетная система 390

Д

Дальтон Д., атомарная теория 49
Дарвин Ф. 362
Дарвин Чарлз, «Происхождение
видов» 29, 288
— «Сила движения у расте-
ний» 364 (см. также Эволю-
ция, теория)
Дарвин Э. 24
Дарвиновы вьюрки как пример
адаптации 26, 32
Двигательный нейрон 385
Двуольные растения 216
Двуокиси углерода (углекислота)
в атмосфере 47—48

Двуокись углерода и деятельность бактерий 155

- — диффузия в растительные клетки 306 — 307
- — в дыхании 338, 385
- — как продукт выделения 351—352

ДДТ 32 — 33

Дезоксирибоза 79

Дезоксирибонуклеиновая кислота (см. также ДНК) 79

Дендриты 377

Дерево-труба 218

Де Фриз Х. 252

Диабет, наследование 293

Диафрагма, участие в дыхании 335

Диета, влияние на образование кости 391 — 392

Дикая морковь, табл. 6

Диплоидные клетки 185

Diplococcus pneumoniae 82—84

Дифракция рентгеновских лучей 90 — 91

Дифференцировка 179, 221—225

Диффузия 59

— воды 74

— двуокиси углерода 306

— в клетке 88

— у коацерватов 59

— пищи у гетеротрофов 72—73

ДНК 79

Дождевой червь, табл. 7

— выделения 352

— эксперименты с лабиринтом 411

Доминирование отношения у кур 435 — 436

— — у голубей 436

— — и лидерство 438

Доминирование признаков 238

Доминирующие виды в сообществе 447

Дробление 212 — 215

Дрожжи 69—70, табл. 4

— скорость роста популяции 419 — 422

— хромосомы 112

Дрозофила (см. плодовая мушка) 254—262

Дуб, табл. 6

Дыхание 139 — 143, 332

— история открытия и изучения 332 — 333

— жабрами 334

— у растений 307—308, 333

— трахеями 334

— легкими 335—336

Дыхательный центр 338

Е

Енот, исследование мышления 411

Естественный отбор 28 — 29, 31 — 33, 278—279

— — и внутренняя среда 177

— — и наследственные инструкции 101 — 102

— — и сообщества 446

— — теория 28 — 29

Ж

Железы, локализация 369

— продукция гормонов 367

Желтое тело 197

— секреция прогестерона 202

Желток 195

Желточный мешок 195

Желудок 343, 344 — 347

Желудочки сердца 325

Желудочный сок 345

Желчь 348

Животная клетка, деление 151 — 152

Животные 16, 18

— брачное поведение 407 — 408

— выделительные системы 351—354

— первичные клеточные слои 215 — 216

— поведение 407 — 408

— породистые, генетический пул 281—282

— регенерация 226 — 227

— структура и функции 177 — 178

— общественные инстинкты 430

З

Завязь у цветковых растений 189

Заряд электрический 50

Зеленые водоросли, табл. 4

Зигота 243

Злаки, зерно 216

Злокачественный рост 228

Зоб 372

— влияние иода 372

И

Изоляция генетическая 279 — 281

— географическая 280

— репродуктивная 280 — 281, 283 — 284

Изотопный метод, определение возраста ископаемых 289

Иммиграция как популяционный фактор 416

Импринтинг 410

Инстинкты 407 — 408

— и образование общества 430 — 431

Инсулин 368 — 369

Интеграция у сложных организмов 180—181

— в сообществах 446, 452

Интеллект и окружающая среда 235—236, 292—293

— роль наследственности 292—293

Информационная РНК 103—105

Искусственное оплодотворение 283

Искусственный отбор 281 — 283

К

Кавказская раса 299, 300

Кактус, табл. 6

— приспособление к сохранению воды 314 — 315

Калий, активный транспорт 75—76

Кальвин, исследования фотосинтеза 129—130

Кальций, ионы в костной ткани 391 — 392

Камбий 218

Капилляры 322, 329

— в жабрах 334

— в легких 335

— обмен с тканевой жидкостью 329

— размер и площадь 329

Капсулы пневмококков 82 — 84

Карбоангидраза 338

Кастовая система у насекомых 432 — 433

Катализ 65 — 67

— в живых организмах 65—67

— эволюция 64 — 65

Кенгуру 196

Кинетическая энергия 51, 59

— молекул 59

Кислород, дыхание 137 — 140, 333

— источники 307 — 308

— перенос у животных 336 — 338

— роль пигментов в переносе 336 — 338

— и фотосинтез 133, 307—308

Кислоты, аминокислоты (см. также Аминокислоты) 55

— нуклеиновые кислоты (см. также Нуклеиновые кислоты) 78 — 79

Кишечник 343, 347 — 349

— толстый 349

— тонкий 347 — 348

Кишечнополостные, табл. 7

— выделения 352

— нервная сеть 376—377

Клапаны, работы Гарвея 323—324

Классификация и теория эволюции 21 — 23

Клетки, воспроизведение 149—150

— действие облучения 271 — 274

— дыхание 332

— история изучения 162—170

— мембрана 72—73

— мышечные 392 — 395

— разнообразие 154—161

— специализация 174 — 175

— стенка 157

— строение 146 — 148

— хромосомы 112

— цитоплазма 147—148

— ядро 78—79, 147

Клеточное деление 149 — 153

— у животных 151—153

— причины 88 — 89

— при развитии 212—215

— в раковой опухоли 153

— у растений 150 — 151

Классификация 16—23,
— ранние попытки 17—18
— методы 16—18
— Линней 17—19, 21—23
— основные категории 18
Клеточная мембрана 72—73,
146—147
— активный транспорт 74—76
— диффузия 73—74
— состав и структура 73
Клеточная теория 162—170
Клещ, табл. 10
Климатическое сообщество 454—455
— климатическая гипотеза 454
— конвергенция 455
— общая модель климатического сообщества 455
— поликлиматическая гипотеза 455
Климат леса 447
Коацерваты 58—59
— катализ и эволюция 64
— образование 58—59
— потребность в энергии 62—64
Код 99
— биологический 99—100
— модель ДНК Уотсона и Крика 90—95, 99—100
Кокки, табл. 2
Коленный рефлекс 385
Колеоптили, гелиотропизм 362—366
— выделение стимулятора роста 365—366
— эксперименты Дарвина 362—364
— — Бойсена-Йенсена 364—365
— — Пааля 365
Колибри, скорость мышечного сокращения 396
Коллоидно-осмотическое давление 329
Кольчатые черви, табл. 7
— выделение 352
Колюшка, поведение при размножении 408
Контрольный эксперимент 14
Координация, контролирующийся центр у *Euplotes* 158—159
Коралл, табл. 7
Коралловые острова (см. Атоллы)
Коралловых отложений гипотеза 10
Корень 310, 319
— волоски 310, 319
— давление 318
— система корневая 310—311
Корненожки, табл. 2
Коровьей оспы вирус 159
Кость 390—392
— образование 391—392
— — влияние гормонов, минеральных веществ, витаминов 391—392
— строение 390—391
Кофеин, влияние на скорость сокращения сердца 326
Краб, табл. 8
Красные водоросли, табл. 4

Красный олень, лидерство 438
— территориальность 438—439
Кратерная гипотеза образования атоллов 10
Крахмал 310—311
Креатинфосфат в мышцах 399—400
Кребса цикл 140—141
— — и гликолиз 398
Креветка, табл. 4
Кретинизм 371
Кривая арифметической прогрессии 26, 418
— геометрической прогрессии 26, 28, 418
— колоколообразная 419
— S-образная 419
Кривая роста 422
Крик Ф. 91
Кровь, давление 326—327
— — влияние адреналина 327
— — и почечная фильтрация 356—357
— движение по сосудам 326—327
— гемоглобин 336
— перенос кислорода и углекислого газа 336—338
— регуляция состава в почках 356—357
— форменные элементы 322
Крот, табл. 13
— поведение 413
Круглые черви, табл. 7
Круговорот азота, табл. 45, 452
Круговорот воды, табл. 45, 452
Ксилема 317—318
— роль в транспорте воды 318—319
Кувшинка, табл. 6
Кузнечик, табл. 9
— выделение 352—353
— открытая кровеносная система 322
Кукуруза гибридная 282, 283

Л

Лабиринт, эксперименты по обучению 410—411
Лавуазье А. 70, 308, 333
Ламарк Ж. Б. 24—26
— теория эволюции 24—26
Ланцетник, табл. 11
— зародыш 214
Левенгук А. 38, 162, 164
Левы О., изучение блуждающего нерва 326
Легкие, форма и функция 333, 335—336
Легочная артерия 325
Ледерберг Д. 113—114
Ленточный червь, табл. 7
— органы размножения 192
Лесное сообщество 447
Летальные мутации 268—269
— исследования Мёллера 271—273

Лидерство 438
Лимонная кислота 140
— цикл в митохондриях 140—141
Лимфа, тканевая жидкость 329
Лимфатическая система 329—330
Лимфатические сосуды, клапаны 316
Лимфоузлы 330
Линзы микроскопа 162—163, 166
Линней К., классификация 17—19, 21—23
Липаза 348
Лист 304, 306—307
— хлоропласты 308—309
Лосось, нерест 193

М

Мальпиги М. 164
— открытие капилляров 324
Мальпигиевы трубочки 352—353
Мальтус Т. 26—27, 417—419
Матка 197
— влияние гормонов плаценты 204
— контроль яйцников 202
Мезодерма 215—216
Мезофитное лесное сообщество 447
Мейоз 186
— тетрады 186
— хроматиды 186
Мембрана, клетки 72—73
— — избирательная проницаемость 73
— — прохождение ионов 73—76
— — структура 73
— эндоплазматического ретикулаума 103
Мендель Г. 30, 236—240, 294
— эксперименты с горохом 236—240, 244
Менструальный цикл 198—199
Меристемы 217—218
Место обитания 448
Метан 47—48, 52, 54
Метеориты и происхождение жизни 41—42
Метод «проб и ошибок» 14
Миграции птиц и рыб 407
Микроклимат 447
Микроорганизмы, движение 155—156
— мутации 108—112
— половое размножение 114—115
— эксперименты Пастера 39—41
Микроскоп 38
— ахроматические линзы 166
— Левенгука 38
— фазовоконтрастный 170
— электронный 169
Миллер С. 54—55
Мимоза стыдливая, реакция на прикосновение 405

Минеральное питание, влияние на фотосинтез 313—314
 Минога, табл. 11
 Митоз 112—113, 151—153
 — влияние температуры 153
 — и мейоз 186—187
 — последовательность стадий 152
 — в растительных клетках 150—151
 Митохондрии 140, 147
 Мишер Ф. 78
 Млекопитающие 33, 195—196, табл. 13
 Многооножки, табл. 10
 Многоядерные клетки 151
 Молоко, секреция, лактация 201
 Молочная кислота и гликолиз 398
 Молочные железы 195—196, 201
 Монголоиды 299, 300
 Морган Т., изучение наследственности 254—256
 Морская звезда, развитие 211, 214
 — регенерация 226, 227
 — скелет 390
 Морские животные и осмос 359
 Морской еж, табл. 10
 — — развитие 220—221
 Морской желудь (балянус), табл. 8
 Морской зуб, табл. 8
 Морской конек, табл. 11
 Моча 355
 Мочевая кислота, влияние на клетки 353
 Мочевина 54, 358
 — влияние на клетки 353
 — образование 357—358
 Мочевой пузырь 355
 Мочеиспускательный канал, уретра 354
 Мошонка 197
 Мутации 107—112, 268—273, 301
 — благоприятные 107
 — летальные 268—269
 — механизм, причины 107, 271—273
 — у микроорганизмов 108—112
 — обнаружение 107
 — в пуле генов 278
 — и синтез белка 108—112
 — частота 270—271
 — и эволюция 107
 Мхи 188, 316, табл. 5
 — цикл размножения, споры 188
 Мышление и поведение 411—412
 Мышцы, гладкие 392—395
 — поперечнополосатые 392—395
 — — сгибатель-разгибатель 395—396
 — сердечная 393
 — скелетная 395
 — сокращение 396—400
 — — энергетика 397—400

Н

Надпочечники 327, 368
 Наземные сообщества 446—449
 Насекомоядные растения 341—342
 Насекомые, табл. 9
 — обучение 411
 — общественные 432—433
 — и опыление растений 190
 Наследственность, сцепленная с полом, гемофилия 259
 — у дрозофилы 257—262
 — цветная слепота 259
 Негроиды 299, 300—301
 Нейрогормон 373, 382
 Нейрон, двигательный 384—385
 — и мозг 384
 — в нерве 377—379
 — чувствительный 384—386
 Нерасхождение хромосом 261—262
 Нерв 377—379, 380—383
 Нервная клетка 377—379
 Нервная система 376—389
 — центральная 384
 — развитие 215, 222—223, 224
 — эволюция 376—377
 Нервный контроль и гомеостаз 383—389
 — произвольный 385, 392
 — произвольный 385—386, 393
 Ночесветка, табл. 2
 Нуклеиновые кислоты, ДНК и РНК 79—81
 — и жизнедеятельность клеток 85—86, 98—99
 — молекулярная структура 79—81
 — открытие 78
 — рентгеноструктурный анализ 90—91
 — трансформация у бактерий 82—84
 Оболочка, аллантаис 195
 — амнион 195
 — желточный мешок 195
 — хорион 195
 — эмбриона человека 198—200
 Обратная связь, регуляция деятельности щитовидной железы 373—374
 — — парашитовидной железы 391—392
 Обратное всасывание 357
 Обучение, проблема обходного пути 411
 — условный рефлекс 408—411
 — эксперименты с лабиринтами 410—411
 Общества 430—445
 — бабуинов 433
 — выживаемость 434
 — иерархия 433—437

О

Общества лидерство 438
 — образование 430—431
 — проблемы 434—435
 — птиц 435—437
 — разделение труда 432—433
 — специализация 431
 — структура 430—433
 — территориальность 438—439
 — эволюция 431, 442—443
 Овуляция 197—199
 Овцы анконские, табл. 18
 Однодольные растения 216
 Озон в атмосфере 118—119, 138—139
 Океан первичный 55
 Окрашивание клеток 167—168
 Окружающая среда, адаптация 400, 113
 — изменения 118—119, 453—457
 — и интеллект 235—236
 — — клеток 350—351
 — и наследственность 232—236
 — и поведение 412—413
 — примитивных гетеротрофов 47—48, 60
 Оксигемоглобин 337
 Олень белохвостый 448—449
 Опарин А. И. 43, 54—55, 57—59
 Опорная функция, мышечная система 392
 — скелетная система 390
 Опоссум, забота о потомстве 196
 Опыление 190
 — насекомыми 190—191
 — перекрестное 190, 238
 Органические соединения, синтез 54—57
 — накопление в первичном океане 61
 Органы 174
 — чувств 383—384
 Орнитин 108—112
 — участие в образовании мочи, цикл 358
 Орхидея, табл. 6
 Оса, табл. 9
 Осмотическое давление 350—351, 359
 — крови 359
 — равновесие 350—351, 359
 Осмос в клетках 74
 — у морских животных 351
 — и транспорт воды 319
 — и эволюция выделения 350—351
 Основания пиримидиновые 79—81
 — пуриновые 79—81
 Осциллятория 146, табл. 2
 Отбор 28, 301—302
 — и изменение пула генов 277—279
 — искусственный 281—283
 — — отрицательный (см. также Естественный отбор) 283
 Открытая кровеносная система 322
 Очов С. 101
 Офиура, табл. 10

П

Парамеции, поведение 403
 — рост популяции, конкуренция 423 — 425
 Паращитовидная железа 391 — 392
 Парные контакты у голубей 436 — 437
 Пастер Л. 34, 39 — 41, 70
 Паукообразные, табл. 10
 Пенициллин 32
 Пепсин 345
 Пепсиноген 345
 Пептидная связь 56
 Переменная математическая 419 — 420
 Перехват Ранье 379
 Перистальтика 344
 Пестик 189
 Печень 344, 348
 — и образование мочи 358
 Пещерные люди 290
 Пигменты крови 336 — 338
 — гемоглобин 336
 Пиримидины 79 — 80, 92 — 93
 Пировиноградная кислота 71, 358
 — в гликолизе 398
 — в дыхании 140 — 141
 Пищеварение 56, 340 — 349
 — внеклеточное 341
 — внутриклеточное 341
 — у животных, эволюция 340 — 341, 342
 — развитие системы 215
 — у растений 341 — 342
 — эксперименты Бомона 345
 Пищеварительный тракт, действие гладкой мускулатуры 392
 — — неполный 342
 — — человека 343 — 344
 Плазма 322
 Плазмодий малярийный, табл. 3
 Планария, табл. 7
 — выделение 352
 — нервная система 377
 — регенерация 208, 226 — 227
 — условный рефлекс 409 — 410
 Пластинка клеточная у растений 151
 Пластинки кровяные 322
 Платон, концепция популяции 417
 Плацента 196
 — гормоны 204
 — структура и функция 199 — 200
 Плацентарные животные, репродуктивная система 197 — 201
 Плесень 42 *Хлебная* 343
 — нейроспора 107 — 108
 Пневмококки 82 — 84
 Поведение и адаптация 402 — 414
 — и генотип 413
 — и гормоны 407 — 408
 — импринтинг 410 — 411
 — инстинктивное 407 — 408
 — миграции 407
 — мышление 411 — 412
 — позвоночных 407 — 408
 — растений 403 — 406

Поведение стереотипное 403
 — и условный рефлекс 408 — 410
 Подвиды 280 — 281
 Поденка, табл. 9
 Поджелудочная железа 344, 347 — 348, 368
 Подземный ярус в лесном сообществе 448
 Подсолнечник, табл. 6
 Пол, определение 255 — 259
 — у человека 259, 264 — 266
 Полидактилия 235, 291
 Полипептид 56
 Половое размножение, внутреннее оплодотворение 193 — 194
 — — гаметы 184 — 186, 187, 192
 — — мейоз 185, 186
 — — у микроорганизмов 114 — 115
 — — у мхов 188
 — — наружное оплодотворение 192 — 193
 — — преимущества 192
 — — у простейших 187 — 188
 — — у цветковых растений 188 — 189
 — — и этапы эволюции 187
 Половые различия как основа структуры группы 431 — 432
 Половые хромосомы 255
 Поляризация нервного волокна 380
 Поперечнополосатые мышцы 392 — 395
 — иннервация 397
 — исчерченность 393 — 395
 — у позвоночных 395
 — у членистоногих 395, 396
 Популяционная генетика 275 — 276, 294 — 300
 Популяция 416 — 429
 — биотический потенциал 421
 — дрожжей 421 — 423
 — генетика 294 — 298
 — контроль 417 — 419, 420 — 422
 — концепции 416 — 422
 — методика исследований 295 — 298
 — пул генов 275 — 276
 — сопротивление среды 421
 — структура 416
 — функционирование 416 — 417
 — колебания численности 425 — 427
 — человека, эволюция 299 — 302
 Порог раздражения 380
 Потребители в сообществе 451
 Почка человека, кровоснабжение 355 — 356
 — — как регулятор внутренней среды 354 — 355, 359
 — — строение 354 — 355
 Почкование 207 — 208
 Предсердия 325
 Предстательная железа 197
 Пресноводная среда, адаптация 350 — 351
 Преформизм 209 — 211
 Приобретенные признаки, гипотеза Ламарка 24 — 26

Пристли Д. 308, 333
 Проводящая ткань (см. также Транспортная система) 316 — 317
 Прогестерон 202
 Производители пищи в сообществе 451
 «Происхождение видов» 29
 Происхождение жизни, Аристотеля гипотеза 34
 — аутотрофная гипотеза 42
 — гетеротрофная гипотеза 42 — 43
 — Дарвина гипотеза 43
 — космическая гипотеза 41 — 42
 — эксперименты Пастера 39 — 41
 — эксперименты Реди 36 — 37
 Проницаемость 73 — 74
 Пропорция, пропорциональность прямая 420 — 421
 Простейшие 18, 157 — 159, табл. 2, 3
 — Амёба 88 — 89
 — брожение 69 — 70
 — выделение 351 — 352
 — Euglena 157 — 158
 — Euplotes 158 — 159
 — классификация 18
 — мышечные фибриллы 395
 — пищеварение 341
 — поведение 403
 — половое размножение 114 — 115
 — Tetrahymena 159
 — эксперименты по обучению 408 — 409
 — Chlamydomonas 157
 Птицы, выделение 353
 — гнезда 448
 — популяции 448
 — территориальность 438 — 439
 — яйцо, строение, развитие 195, 214 — 215
 Пуповина 200 — 201
 Пуринь 79 — 81
 Пчелы, разделение труда 432 — 433
 — танцы 439 — 443
 Пшеница, табл. 6
 Пыльник 189
 Пыльца, пыльцевые зерна 51, 189

Р

Радикация, действие на гены 271 — 273
 — — на репродуктивные клетки 274
 Радиоларии, табл. 3
 Радужная форель, табл. 11
 Развитие 206 — 230
 — при бесполом размножении 207 — 208
 — при половом размножении 208
 — дифференцировка 179, 207
 — дробление 212 — 215
 — эмбриональная индукция 223 — 224
 Раздражение 376

Размножение, бесполое 187
 — гормональный контроль 202—204
 — оплодотворение 186—187
 — у плацентарных животных 197—201
 — цикл у мхов 188
 — у цветковых растений 188—191
 Разрушители органических веществ в сообществе 451
 Рак 153
 — вызванный облучением 274
 Рак речной, табл. 8
 Равновесие динамическое 367—370
 — — в популяции 423, 429
 Расщепление, закон 240
 Расы человеческие 300—302
 Реакция среды, влияние кислотности на активность ферментов 66
 Регенерация 226—228
 Регулирующие системы 362—375
 Регуляция у животных, гормональная 367—375
 — — роль нервной системы 385
 — — роль почек 359
 — у растений 362—366
 — — роль гормонов 366
 Редукционное деление (см. также Мейоз) 186
 Редупликация хромосом 151
 Ренин 345
 Репродуктивная изоляция и происхождение новых видов 283—284.
 Репродуктивные клетки, гаметы 98, 184
 — действие радиации 274
 Рептилы, табл. 12
 — выделение 353
 — размножение 194—195
 Реснитчатые, табл. 3
 — парамеция, табл. 3
 — спиростомум, табл. 3
 — стентор, табл. 3
 — зуплотес 158—159, табл. 3
 Реснички 156—158
 Рефлекс врожденный 387
 — коленный 385
 — мигательный 387
 — условный 387—389
 Рефлекторная деятельность головного мозга 387—389
 — спинного мозга 385—386
 Рефлекторная дуга 385
 Рефлекторное поведение 407—408
 Рецессивные признаки 238
 Рибоза 68, 79
 Рибонуклеиновая кислота (см. также РНК) 79
 Рибосомы 103—105, 148
 РНК 79, 101—105, 148
 — информационная 104
 — код 101
 — наследственные инструкции 86
 — работы Очоа 101
 — синтез белка в рибосомах 103, 148
 — структура 79
 — хранение памяти 410

Родословная 232—233
 Родительское скрещивание 238
 Роды 200—201
 Рождаемость, влияние на популяцию 416
 — поступление пищи 423
 Роза, табл. 6
 Рост аномальный и функция гипоталамуса 392
 — у многоклеточных растений 311—312
 — неконтролируемый 228
 — популяций 420—422
 — и развитие 206—207
 — скелета 392
 — реакция на свет, на действие силы тяжести 403—406
 Рысь, рост популяции 425—427, 428

С

Саламандра, табл. 12
 — дифференцировка 221—223
 — регенерация 227
 — эксперименты по обучению 409
 — яйца 213
 Сальвия (шалфей), табл. 6
 Самозарождение (см. Абиогенез)
 Самоудвоение 90
 Сахара, глюкоза 67
 — дезоксирибоза 79
 — рибоза 79
 — сахароза 67
 — и фотосинтез 305
 — эксперименты Кальвина 67
 Свертывание языка 295—298
 Связь водородная 92
 — пептидная 56
 Связи в сообществе 450—453
 Северный олень 438
 Семена 189—190
 Семенные каналцы 197
 Семяздоли (см. также Колеоптили) 216
 Секретин 348
 Сердечная мышца 393
 Сероводород в фотосинтезе 128
 Сети питания 451
 Синапс и проведение нервного импульса 381—382
 Сине-зеленые водоросли, табл. 2
 Синдромы, вызванные нерасхождением хромосом, 265—266
 — синдром Дауна 264—265
 — — Клейнфельтера 265
 — — Тернера 265
 Синус в кровеносной системе 322
 Синтез белка, механизм 103—104, 105
 — у растений 305
 — в рибосомах 148
 — у примитивных гетеротрофов 104
 Синтез с отнятием воды, дегидратационный синтез 56, 81
 Синура, табл. 4
 Сипуха 32
 Система органов 174

Система многофункциональная 181
 Скалистый голубь, табл. 4
 Скарабей, навозный жук, табл. 9
 Скелет 390—392
 — рост 392
 — экзоскелет, эндоскелет 390
 Скользящие нити, гипотеза 397
 Скорпион, табл. 10
 Скрещивание проверочное 246
 — и селекция гибридной кукурузы 282
 — скота 282—283
 — чистопородное 283
 Слизь в слюне 344
 — выстилающая желудок 346
 Слюнные железы 343—344
 Смертность как популяционный фактор 416
 Собака 17, 18
 Соединения органические, эволюция 53—58
 — химические 53—58
 Сойка, подвиды 281, табл. 17
 Сократительные вакуоли 159, 351—352
 Сокращение мышечное 396—400
 — — гипотеза скользящих нитей 397
 — — механика 397
 — — энергетика 397—400
 Солнце как источник энергии 303—304
 — фотосинтез 313
 Соляная кислота в желудке 346
 Соматические клетки, действие излучения 273—274
 Сообщества 446—460
 — водные и наземные 446—449
 — доминирующие виды 447
 — изменения 453—455
 — климаксное 454—455
 — структура и связи 450—452
 — сукцессия 453—455
 Сосна, табл. 5
 Сосудистые растения 316—317
 Социальная иерархия у кур, «порядок клевания» 435—436
 Сперма 197
 Спермий, сперматозоид 184
 — ДНК 90
 — жгутик 156
 — оплодотворение 192—194
 — образование, гормональный контроль 204
 — размеры 210, 212
 Специализация 174—175
 Спинной мозг 384
 — рефлекторная деятельность 385—386
 Спириллы, табл. 2
 Споровики, табл. 3
 Споры 188
 — развитие 207
 Среда наземная, адаптация 334—335, 351—353, 359
 Средства связи, у пчел 439—443
 — — в сообществе 434, 443—444
 Старлинг Э. 329, 347—348
 Стафилококк золотистый 32

Стентор, табл. 3
 Стимул 376, 383—384
 Столкновения атомов и молекул 51—52, 59
 Страус, табл. 13
 Стрептомицин 84, 157
 Сукцессия экологическая 453—455
 Сумчатые 196
 Сухожилия 395
 Сцепление, теория 319—320

Т

Талидомид и наследственность 235
 Тарантул, табл. 10
 Т₂ бактериофаг 85
 Тейтум Э. 108, 112, 113—114
 Термит, табл. 9
 — кастовое устройство общества 432
 Территориальность 438—439
 Территория 438
 Тетрахимена 159
 Тетрада 186
 Тимин 79—81, 92—94, 100—101
 Тип 18
 Тканевая жидкость 328
 — внутренняя среда организма 328
 — регуляция состава почками 359
 Тля, табл. 9
 Толипотрикс, табл. 2
 Торфяной мох, сфагнум, табл. 5
 Транспортная РНК, 104
 Транспортная система 321—327
 — у животных, замкнутая 322
 — открытая 322
 — как полифункциональная система 181
 — у растений 316—317
 — эволюция 316—317, 321
 Трахеи 334
 Триуглеродные соединения в фотосинтезе 129
 Трифосфопиридиннуклеотид, роль в фотосинтезе 130—133
 Трипанозома, табл. 2
 Триплоидное ядро эндосперма 189
 Трипсин 348
 Трипсиноген 348
 Тропизмы у растений 403—406
 Трутовики, табл. 4
 Туалетная губка, табл. 7
 Тычинка 189
 Тюльпан, табл. 6

У

Углеводы 66—67
 — глюкоза 67
 — крахмал 305, 310—311
 — синтез 122
 — целлюлоза 157
 — и эволюция фотосинтеза (см. также Сахара) 305

Углерод 49, 51—53
 — и бактериальная жизнедеятельность 155
 — радиоактивный 129
 — связывание в аминокислотах 54—55
 — в углеводах 66—67
 — соединения 79
 Угольная кислота 338
 Уилкинс М. 91
 Уксусная кислота, участие в дыхании 140—141
 Улотрикс, размножение 187
 Ульва, табл. 4
 Ультрафиолетовое излучение и образование органических веществ в первичной атмосфере 50—53
 Умственное развитие, коэффициент 292
 Уоллес А. 29
 Уотсон и Крик, модель молекулы ДНК 90—95
 Урацил 81, 101
 Уровни питания в сообществе 451
 Ускоряющие нервы, регуляция сердечных сокращений 326
 Условный рефлекс 387—389
 Утконос 195—196
 Y-хромосома 255
 Ушан, табл. 13

Ф

Фаги 85
 Фазово-контрастный микроскоп 170
 Фекалии 349
 Фенилаланин 101
 Фенотип 244
 Ферменты 65—67
 — и летальные мутации 268—269
 — обратимость действия 66
 — синтез 110—112
 — структура 65—66
 — в химической реакции, механизм действия 65—66
 — и энергия активации 67
 Ферхюльст П. 420—422
 Фибриллы мышечные 392—398
 Фильтрация в почке 356—357
 Фиттинг Г., действие света на растения 364
 Флоэма 317
 — проведение органических веществ 320—321
 Фолликулы яичника 197
 — выделение эстрогена 202
 — щитовидной железы 370
 Фосфатные группы в органических соединениях 68—69, 79
 Фосфатные ионы в костной ткани 391
 Фосфоглицериновая кислота, в фотосинтезе 129
 Фотопериодизм 406
 Фотосинтез 122—137

Фотосинтез у бактерий 128, 155
 — и кислород 133, 312
 — перенос энергии, запасание энергии 130—133
 — роль концентрации CO₂ 122—123
 — роль трифосфопиридиннуклеотида 130—133
 — факторы, влияющие 311—315
 — ферментативные реакции 127
 — эволюция 134—137, 304—305
 Фототропизм 404—405
 Фриш К., изучение поведения пчел 439—442

Х

Хаксли Г., гипотеза скользящих нитей 397
 Хвойные растения, табл. 5
 Химическая реакция 51
 — влияние ферментов на скорость 65—66
 Химическая энергия 51
 Химические вещества, вызывающие мутации 271
 Химическая связь 51—52
 — разрыв 52—53
 — электрическая природа 51
 — использование коацерватами 66—68
 Химический элемент 49
 Хитон, табл. 8
 Хлебная плесень 107—112, табл. 4, 343
 Хлорофилл, а и b, молекулярная структура 124—126
 — у Gloeocapsa 154
 — у примитивных автотрофов 309
 — функция 124—126, 144
 — хлоропласты 130—131, 135
 Хлоропласты 130—131, 308
 — и адаптация растений 309
 — модель 135
 — у Chlamydomonas 157
 X-лучи, рентгеновские лучи 108
 — дифракция 90—91
 — действие на дрозофилу 271—273
 — использование в медицине 273
 Хордовые, табл. 11
 Хорион 195, 199
 — секреция гормона 204
 Хроматиды 151
 Хроматин 154
 Хромосомы 112, 150—151, 153, 252—267
 — аутосомы 255
 — и гены 252—254
 — гигантские 263—264
 — в клеточном делении 150—153
 — нерасхождение 264—267
 — разрывы 263—264
 — человека 258
 — число в клетке 184—186
 X-хромосома 254—259, 264

Ц

- Цветковые растения 188—191, табл. 6
 Цветная слепота 259
 Целлюлоза 157
 Центральная нервная система 384
 Центросома 152
 Центриоль 152, 156
 Цепь питания 450
 Цикл лимонной кислоты (см. также Кребса цикл) 140—141
 Циркуляция крови, открытие Гарвея 323—324
 Цитогенетика 261—262
 Цитозин 80, 92—93, 100—102
 Цитология 30
 Цитоплазма 147—148
 — и вирусы 159—160
 — деление 151—153
 — структуры 147—148
 Цитруллин 109—111
 — в образовании мочевины 358
 Цыплята, иерархия в обществе 435—436

Ч

- Чайки, инстинктивное поведение 408
 Человек, табл. 13
 — гены 294—299
 — группы крови, распределение 299—300
 — определение пола 256
 — расы 299—302
 — эволюция 288—290
 Червяга, табл. 12
 Черепа ископаемые, табл. 22
 Черепаша, табл. 12
 Членистоногие, табл. 46
 — поперечнополосатые мышцы 395, 397
 Чувствительный нейрон 384—386
 — и рефлекторная деятельность 385—386

Ш

- Шванн Т. 165—166, 168
 Шимпанзе, исследование умственных способностей 411—412
 Шлейден М. 165—166, 168

Щ

- Щетинковые, кольчатые черви 467
 Щитовидная железа, гормон 372
 — — зоб 372
 — — роль гипофиза и гипоталамуса в регуляции 372—374
 — — содержание иода 372—373

Э

- Эвглена 157—158, табл. 2
 Эвери О. 84
 Эволюция, теория 19
 — гетеротрофная гипотеза 43
 — гипотеза Ламарка 24—26
 — Дарвина теория 26—33
 — додарвиновские представления 24—26
 — доказательство с помощью ископаемых остатков 19—21
 — и классификация 21—23
 Эволюция активного транспорта 76
 — выделительных систем 350—354
 — гетеротроф — аулотроф 157—158
 — и естественный отбор 30—33
 — катализаторов 65—66
 — коацерватов 62—64
 — мейоза и оплодотворения 186
 — и наследование у ранних гетеротрофов 112—115
 — нервной системы 376—377
 — и новые комбинации генов 113
 — общества 431, 442—443
 — примитивных гетеротрофов 87
 — проводящей системы 316—317, 321—322
 — пчел 442—443
 — сине-зеленых водорослей 154
 — сложных воспроизводящих систем полового размножения 189, 192—196
 — современные доказательства 32—33
 — структуры и функции 177—178
 — фотосинтеза 134—137, 304—305
 — цветковых растений 188—189
 — человека 29, 288—290

Экзоскелет 390

Экологическая ниша 448—449

Экосистема 452

Электрический заряд и нервный импульс 379—381

Элли У., исследование отношений доминирования 435—437
 — эволюция общества 431

Эмиграция как популяционный фактор 416, 423

Эндокринная система и образование кости 392

Эндоплазматический ретикулум 103

Эндоскелет 390

Энергия активации 64, 67

Энергия 50

— использование многоклеточными организмами 175—176

— мышечного сокращения 397—398

— и организация 62—63

— перенос в сообществах 451—452

— свободная 304

— у ранних гетеротрофов 65—72

— химической связи 51—52

Ю

Юкка 21—22, 190—191

Я

Ядерная мембрана, белки 104
 — при делении клеток 150—151

Ядро атома 50

— клетки 147, 165, 167

Ядрышко 147

— в делении клеток 150—151

Язва желудка 346

Яички 192

— у млекопитающих 197

— секреция андрогенов 204

Яичник 192, 198—199

— гормоны 202

Яйцевод 197

Яйцеклетка у цветковых растений 189

Яйцо 194—195

Ярус в сообществе 447—449

Ячмень, исследование мутаций 273

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5	Перенос веществ в первоначальных организмах	72
Часть первая.		Краткое содержание главы	77
ВЗАИМОСВЯЗЬ ФАКТОВ И ИДЕЙ	7		
(Перевод К. С. Бурдина)			
Глава 1. Наука как исследование	8	Глава 7. Молекулы-руководители	78
Каким образом возникают научные проблемы?	—	Нуклеиновые кислоты	—
Пример проблемы	10	Нуклеиновые кислоты в действии	82
Работа ученых	12	Два организма из одного	87
Краткое содержание главы	15	Модель молекулы ДНК	90
Глава 2. Многообразие живых существ	16	Краткое содержание главы	96
Классификация живых существ	—	Глава 8. Биологический код	98
Изменчивость и теория эволюции	19	Язык жизни	—
Краткое содержание главы	23	Образование белковых молекул	103
Глава 3. Возможные пути эволюции — две противоречивые точки зрения	24	Новая информация	106
Взгляды на эволюцию до Ч. Дарви- на	—	Новые сочетания генов	112
Теория Дарвина о возможных путях эволюции	26	Краткое содержание главы	115
Адаптация и отбор	31	Биологическая тема. Сущ- ность научного поиска	116
Краткое содержание главы	33		
Глава 4. Происхождение живых существ	34	Часть третья.	
Самозарождение	—	РАЗВИВАЮЩИЙСЯ ОРГАНИЗМ	117
Биогенез. Вызов самозарождению	36	(Перевод К. С. Бурдина)	
Крушение теории самозарождения	39	Глава 9. Свет — источник энергии для жизни	118
Различные гипотезы о происхождении жизни на Земле	41	Эволюция в изменяющемся мире	—
Краткое содержание главы	44	Природа фотосинтеза	122
Часть вторая.		Механизмы фотосинтеза	126
ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕТКИ	45	Эволюция фотосинтеза	134
(Перевод К. С. Бурдина, И. М. Пархоменко)		Развитие дыхания	137
Глава 5. Происхождение жизни	46	Кислород и энергия	138
Условия в ранний период развития Земли	—	Краткое содержание главы	144
Химические процессы в атмосфере Земли в ранний период ее сущест- вования	48	Биологическая тема. Изме- нение живых существ во времени	145
Эволюция химических соединений	53	Глава 10. Развитие клетки	146
Органические соединения в океанах Земли в ранний период ее сущест- вования	58	Клетки как функциональные едини- цы	—
Краткое содержание главы	61	Деление клетки	149
Глава 6. Химическая энергия, необходимая для жизни	62	Разновидности клеток	154
Коацерваты и энергия	—	Краткое содержание главы	161
Освобождение энергии примитивны- ми гетеротрофами	65	Глава 11. Клеточная теория	162
		Первые наблюдения над клеткой	—
		Общие свойства, присущие всем клеткам	164
		Дальнейшее развитие и успех кле- точной теории	166
		Краткое содержание главы	171
		Биологическая тема. История биологических концепций	—

Глава 12. Многоклеточные организмы . . .	172
Конкуренция и кооперация	—
Сложный многоклеточный организм . . .	175
Проблемы сложности — некоторые примеры	179
Краткое содержание главы	181

Часть четвертая.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ:

НОВЫЕ ИНДИВИДУУМЫ	183
-----------------------------	-----

(Перевод К. С. Бурдина)

Глава 13. Размножение	184
Важные процессы, связанные с раз- множением	—
Половое размножение у простейших и растений	187
Половое размножение у животных . .	192
Размножение у плацентарных мле- копитающих	197
Гормональный контроль половой си- стемы млекопитающих	202
Краткое содержание главы	205

Глава 14. Развитие	206
Проблемы развития	—
Основные стадии развития зароды- шей	212
Гипотезы, объясняющие процесс развития	219
Необычные способы развития	226
Краткое содержание главы	229

Часть пятая.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ:

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ	231
--------------------------------------	-----

(Перевод И. М. Пархоменко)

Глава 15. Законы наследственности . . .	232
Наследственность и среда	—
Исследования Менделя	236
Вероятность и генетика	240
Наследование признаков в потомст- ве	245
Краткое содержание главы	251

Глава 16. Гены и хромосомы	252
В поисках объяснения закона Мен- деля	—
Хромосомная теория наследствен- ности	256
Дальнейшее изучение хромосом . . .	263
Краткое содержание главы	267

Глава 17. Происхождение новых видов . .	268
Изменение в генах	—
Гены в популяциях	275

Поколения в популяциях	277
Происхождение новых сортов и пород	281
Краткое содержание главы	286

Глава 18. Человек как биологический вид .	288
Возникновение современного чело- века	—
Гены человека	291
Генетика популяций человека	294
Изменения в человеческих популя- циях	299
Краткое содержание главы	302

Часть шестая.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ:

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ	303
---------------------------------	-----

(Перевод И. М. Пархоменко)

Глава 19. Фотосинтезирующие системы . .	304
Эволюция фотосинтезирующих си- стем	—
Структура многоклеточных растений в связи с фотосинтезом	306
Факторы, влияющие на скорость фо- тосинтеза многоклеточных расте- ний	311
Краткое содержание главы	315 479

Глава 20. Проводящие системы	316
Перенос веществ у растений	—
Проводящая система у животных . . .	321
Деятельность кровеносной системы и ее регуляция	325
Гомеостаз и внутренняя среда орга- низма	328
Краткое содержание главы	330
Биологическая тема. Компле- ментарность структуры и функции . .	331

Глава 21. Дыхательная система	332
История открытия и изучения дыха- ния	—
Строение и функция дыхательных поверхностей	333
Приспособления для переноса кис- лорода и углекислого газа	336
Краткое содержание главы	339

Глава 22. Пищеварительная система . . .	340
Типы пищеварения	—
Пищеварительная система человека	343
Краткое содержание главы	349

Глава 23. Выделительная система	350
Закономерности выделения	—
Выделительная система позвоноч- ных	354
Краткое содержание главы	360

Часть седьмая.	
МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ:	
ОБЪЕДИНЯЮЩИЕ СИСТЕМЫ	361
(Перевод И. М. Пархоменко)	
Глава 24. Регулирующие системы	362
Регуляция у растений	—
Регуляция у животных	366
Краткое содержание главы	375
Глава 25. Нервная система	376
Нервная клетка, ее структура и функции	—
Нервный контроль и гомеостаз	383
Краткое содержание главы	389
Глава 26. Скелетная и мышечная системы	390
Опорные структуры	—
Мышцы, их структура и функции	392
Мышечное сокращение	392
Краткое содержание главы	400
Биологическая тема. Регуляция и гомеостаз	—
Глава 27. Сложный организм и его поведение	402
Биология поведения	—
Поведение животных	406
Краткое содержание главы	414

Часть восьмая.	
ВЫСШИЕ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ 415	
(Перевод И. М. Пархоменко)	
Глава 28. Популяции	416
Понятие популяции	—
Некоторые проблемы учения о популяциях	423
Краткое содержание главы	429
Биологическая тема. Взаимоотношения организмов с внешней средой	—
Глава 29. Общества животных	430
Структура общества	—
Приспособления к общественной жизни	434
Краткое содержание главы	444
Биологическая тема. Биологические корни поведения	445
Глава 30. Сообщества	446
Структура сообщества	—
Функции сообщества	450
Изучение сообществ	458
Краткое содержание главы	460
Каталог живой природы	461
Предметный указатель	469

ОТ МОЛЕКУЛ ДО ЧЕЛОВЕКА

Редакторы Н. В. Королева и Т. П. Крюкова.
 Переплет художника А. Т. Яковлева.
 Художники Н. Н. Кондаков, В. И. Преображенская, Н. Н. Рожнов, В. В. Трофимов.
 Макет и художественное редактирование М. Л. Фрама.
 Технический редактор Е. К. Полукарова.
 Корректоры Г. Л. Нестерова и А. А. Рукосуева

Сдано в набор 6/1 1972 г. Подписано к печати 22/VIII 1973 г. 84×108^{1/16}. Бумага гл. печати. Печ. л. 30,0 + Вкл. 3,0. Услов. л. 50,4 + Вкл. 5,04. Уч.-изд. л. 53,8 + Вкл. 7,41. Тираж 48 тыс. экз. Издательство «Просвещение» Государственного комитета Совета Министров РСФСР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41

Московская типография № 2 Союзполиграфпрома при Государственном Комитете Совета Министров СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. Проспект Мира, 105. Заказ 1353.

Цена без переплета 4 р. 49 к., Переплет 45 к.

стр 480

160 - ~1873

Концентрация CO_2 в атмосфере 1.312

Углерод \rightarrow углевод \rightarrow углевода в природе 2.312

Малый 129,313

8000
018750/86



НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗАННЫЕ С РАЗНООБРАЗИЕМ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ

В великом разнообразии жизни, которые следует размышлять, следует открыть. Эти рисунки показывают сложность и разнообразие живой природы. Вы ответите на вопросы к рисункам?

Как вы думаете, какова функция у этих живых существ?

- 1 — бабочка данаида;
- 2 — бабочка гиполимнус;
- 3 — венценосный голубь;
- 4 — пещерная саламандра;
- 5 — красные лилии;
- 6 — бабочка сатурния.

Каково назначение странной формы у этих живых существ?

- 7 — крабик, обросший водорослями;
- 8 — щетинозуб;
- 9 — крылатка;
- 10 — кактус цереус;
- 12 — голожаберный моллюск.

Что общего между этими звездами и чем они различаются?

- 11 — офиура;
- 13 и 14 — солнечные звезды.

ЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ,
РАЗНООБРАЗИЕМ
СУЩЕСТВ

и живых существ лежат ука-
разыскать, и тайны, которые
рисунки показывают большую
и живых существ. Сможете ли
к рисункам, помещенным на

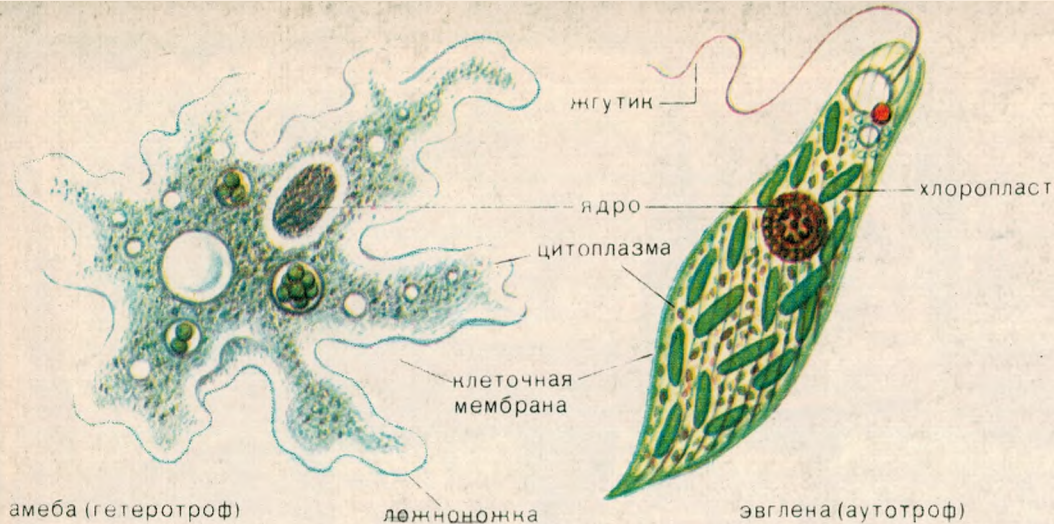
Предположите несколько
путей, по которым странные
формы этих насекомых мо-
гут образовываться:

- 1 — палочник;
- 2 — бабочка каллима;
- 3 — бродячий лист;
- 4 — цикада-шип.

Что вы можете предпо-
ложить для объяснения ва-
риации формы листьев?

- 5 — клен;
- 6 — ель;
- 7 — калла.





КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

Организмы, изображенные на таблицах 2—13, подразделяются на три большие группы: простейшие, растения и животные.

ТИП БАКТЕРИИ:

- 1 — кокки ($\times 1500$);
- 2 — бациллы ($\times 1500$);
- 3 — спириллы ($\times 648$).

ТИП СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ:

- 4 — осциллятория (слева $\times 2$, справа $\times 165$);
- 5 — носток (слева $\times 40$, справа $\times 1$);
- 6 — глеокапса ($\times 375$);
- 7 — толипотрикс ($\times 250$).

ТИП ЖГУТИКОВЫЕ:

- 8 — перанема ($\times 850$);
- 9 — трипанозома ($\times 1000$);
- 10 — ночесветка ($\times 200$);
- 11 — гоньялак ($\times 22$);
- 12 — эвглена ($\times 250$).



ТАБЛИЦА 2 (к стр. 18)

ТИП РЕСНИЧНЫЕ:

- 1 — инфузория туфелька ($\times 180$);
2 — спиростомум ($\times 250$);
3 — эуплотес ($\times 390$);
4 — стентор ($\times 350$).

ТИП КОРНЕНОЖКИ:

- 5 — амеба ($\times 50$);
6 — радиолария ($\times 75$);
7,8,9 — фораминиферы ($\times 20$);
10 — диффлюгия ($\times 100$);
11,12 — радиоларии.

ТИП СПОРОВИКИ:

- 13 — эймерия ($\times 30$);
14 — грегарина ($\times 800$);
15,16,17 — малярийный плазмодиум ($\times 1500$).

ТИП СЛИЗЕВИКИ:

- 18 — физарум ($\times 0,5$);
19 — бадхания ($\times 20$);
20 — арцирия ($\times 9$);
21 — диахея ($\times 37$).

*





ТИП ЗЕЛЕННЫЕ
ВОДОРΟΣЛИ:

- 1 — губчатая морская водоросль ($\times \frac{1}{5}$);
2 — ульва ($\times \frac{1}{4}$);
3 — кладофора ($\times \frac{1}{20}$);
4 — каулерпа ($\times \frac{1}{1}$).

ТИП ЗОЛОТИСТЫЕ
ВОДОРΟΣЛИ:

- 5 — синура ($\times 100$);
6 — диатомовые водоросли ($\times 100$).

ТИП БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ:

- 7 — саргассум ($\times \frac{1}{25}$);
8 — нереоцистис ($\times \frac{1}{20}$);
9 — агарум ($\times \frac{1}{10}$);
10 — алярия ($\times \frac{1}{20}$).

ТИП КРАСНЫЕ
ВОДОРΟΣЛИ:

- 11 — хондрус ($\times \frac{1}{2}$);
12 — коралина ($\times \frac{1}{4}$);
13 — гринеллия ($\times \frac{1}{4}$);
14 — плюмария ($\times 1$).

ТИП ГРИБЫ:

- 15 — хлебная плесень ($\times 40$);
16 — дрожжи ($\times 2000$);
17 — мухомор ($\times \frac{1}{1}$);
18 — трутовик ($\times \frac{1}{1}$).

ТИП МОХООБРАЗНЫЕ:

- 1 — кукушкин лен;
- 2 — светящийся мох;
- 3 — маршанция;
- 4 — сфагнум;
- 5 — чешуйчатый мох;
- 6 — рогатый печеночник.

ТИП ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ:

- 7 — трихомонес;
- 8 — каменистый папоротник;
- 9 — лигодиум;
- 10 — марсилия;
- 11 — уховник;
- 12 — кочедыжник.

ТИП ГОЛОСЕМЕННЫЕ:

- 13 — лиственница;
- 14 — ель;
- 15 — можжевельник;
- 16 — саговник;
- 17 — сосна;
- 18 — кипарис.

*



ТИП ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ:

- 1 — шалфей;
- 2 — гладиолус;
- 3 — ситник;
- 4 — орхидея;
- 5 — тюльпан;
- 6 — роза;
- 7 — подсолнечник;
- 8 — дикая морковь;
- 9 — пшеница;
- 10 — кактус;
- 11 — аквилегия;
- 12 — дуб
(вверху — муж-
ские цветки,
внизу — желуди);
- 13 — кувшинка.

*

ТИП ГУБКИ.

- 1 — грантия;
2 — греческая губка;
3 — каракулевая губка;
4 — халина окулята.

ТИП КИШЕЧНО-ПОЛОСТНЫЕ:

- 5 — актиния;
6 — гидра;
7 — медуза,
8 — коралл.

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ:

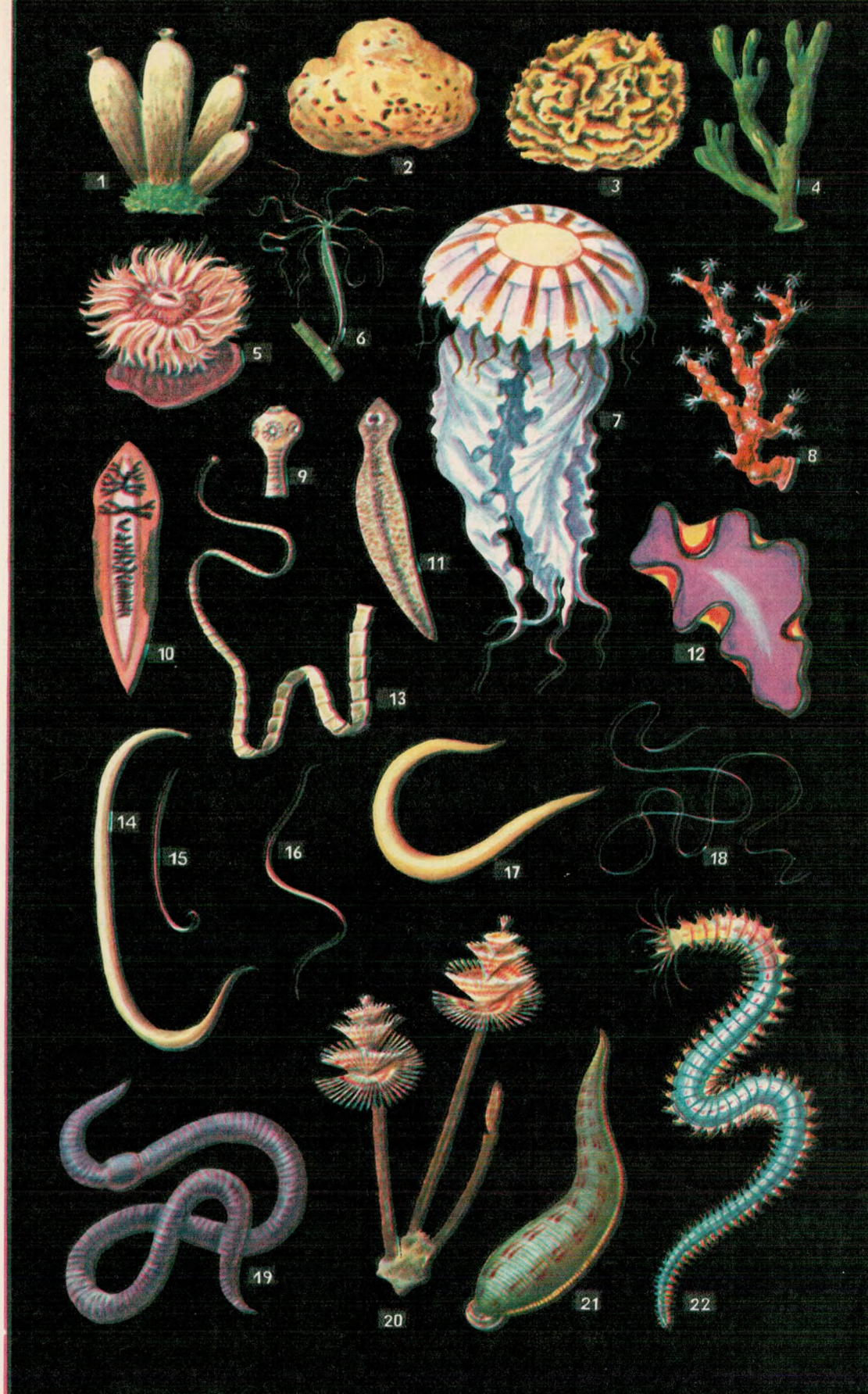
- 9, 13 — цепень;
10 — печеночный сосальщик;
11 — планария;
12 — поликлад.

ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ:

- 14 — аскарида (самка);
15 — аскарида (самец);
16 — острица;
17 — кривоголовка;
18 — волосоглав.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

- 19 — дождевой червь,
20 — веерообразный червь;
21 — пиявка;
22 — нереида.





ТИП МОЛЛЮСКИ:

- 1 — осьминог;
- 2 — исландская циприна;
- 3 — хитон;
- 4 — прудовик;
- 5 — морской зуб.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ:

Класс Ракообразные:

- 6 — циклоп;
- 7 — креветка;
- 8 — рак;
- 9 — балянус;
- 10 — краб.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ:

Класс Насекомые:

- 1 — поденка;
- 2 — вошь;
- 3 — оса;
- 4 — чешуйница;
- 5 — бабочка махаон;
- 6 — термит;
- 7 — клоп;
- 8 — навозный жук;
- 9 — стрекоза;
- 10 — водомерка;
- 11 — тля;
- 12 — муха;
- 13 — саранча.



ТАБЛИЦА 9 (к стр. 18).



Класс Паукообразные:

- 1 — тарантул;
- 2 — клещ;
- 3 — красный клещик;
- 4 — мечехвост;
- 5 — скорпион.

Класс Многоножки:

- 6 — перипатус;
- 7 — кивсяк;
- 8 — тысяченожка.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ:

- 9 — офиура;
- 10 — голотурия;
- 11 — морская звезда;
- 12 — морской еж;
- 13 — морская лилия.



ТИП ХОРДОВЫЕ:

Низшие позвоночные:

- 1 — баланоглоссус;
- 2 — асцидия;
- 3 — ланцетник;
- 4 — минога.

Класс Рыбы:

- 5 — акула-молот;
- 6 — морской конек;
- 7 — угорь;
- 8 — кузовок;
- 9 — форель.

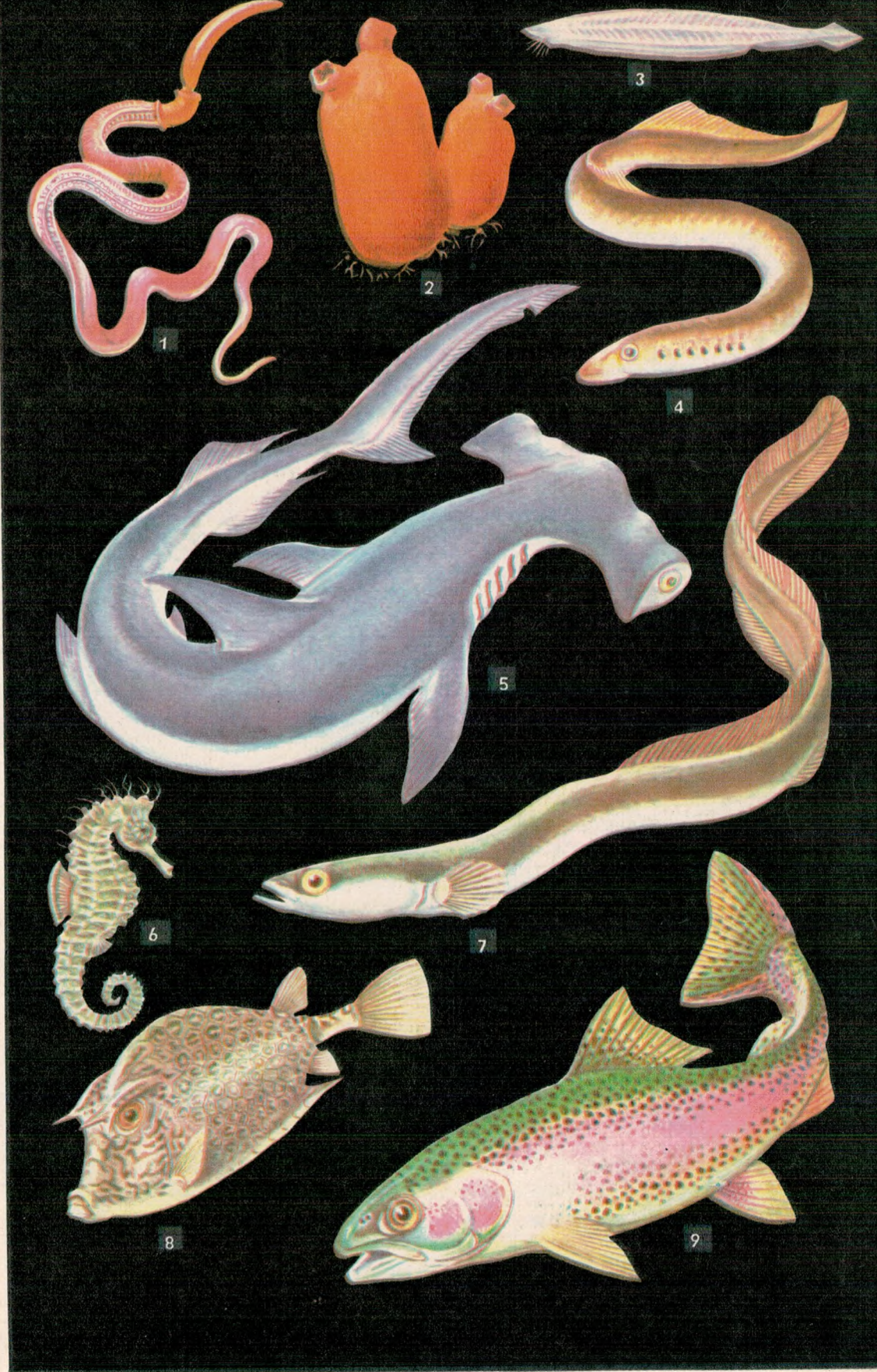


ТАБЛИЦА 11 (к стр. 18).



ТИП ХОРДОВЫЕ:

Класс Земноводные:

- 1 — саламандра;
- 2 — жаба;
- 3 — зеленая лягушка;
- 4 — червяга.

Класс Пресмыкающиеся:

- 5 — ядозуб;
- 6 — крокодил;
- 7 — ящерица;
- 8 — черепаха;
- 9 — змея.

*

ТАБЛИЦА 12 (к стр. 18).

ТИП ХОРДОВЫЕ:

Класс Птицы:

- 1 — попугай;
- 2 — фазан;
- 3 — чайка;
- 4 — киви;
- 5 — пеликан;
- 6 — зимородок;
- 7 — страус;
- 8 — орел;
- 9 — пингвин;
- 10 — дрозд.

Класс Млекопитающие:

- 11 — летучая мышь ушан;
- 12 — дельфин;
- 13 — тигр;
- 14 — крот;
- 15 — заяц;
- 16 — утконос;
- 17 — лошадь;
- 18 — кенгуру;
- 19 — человек.

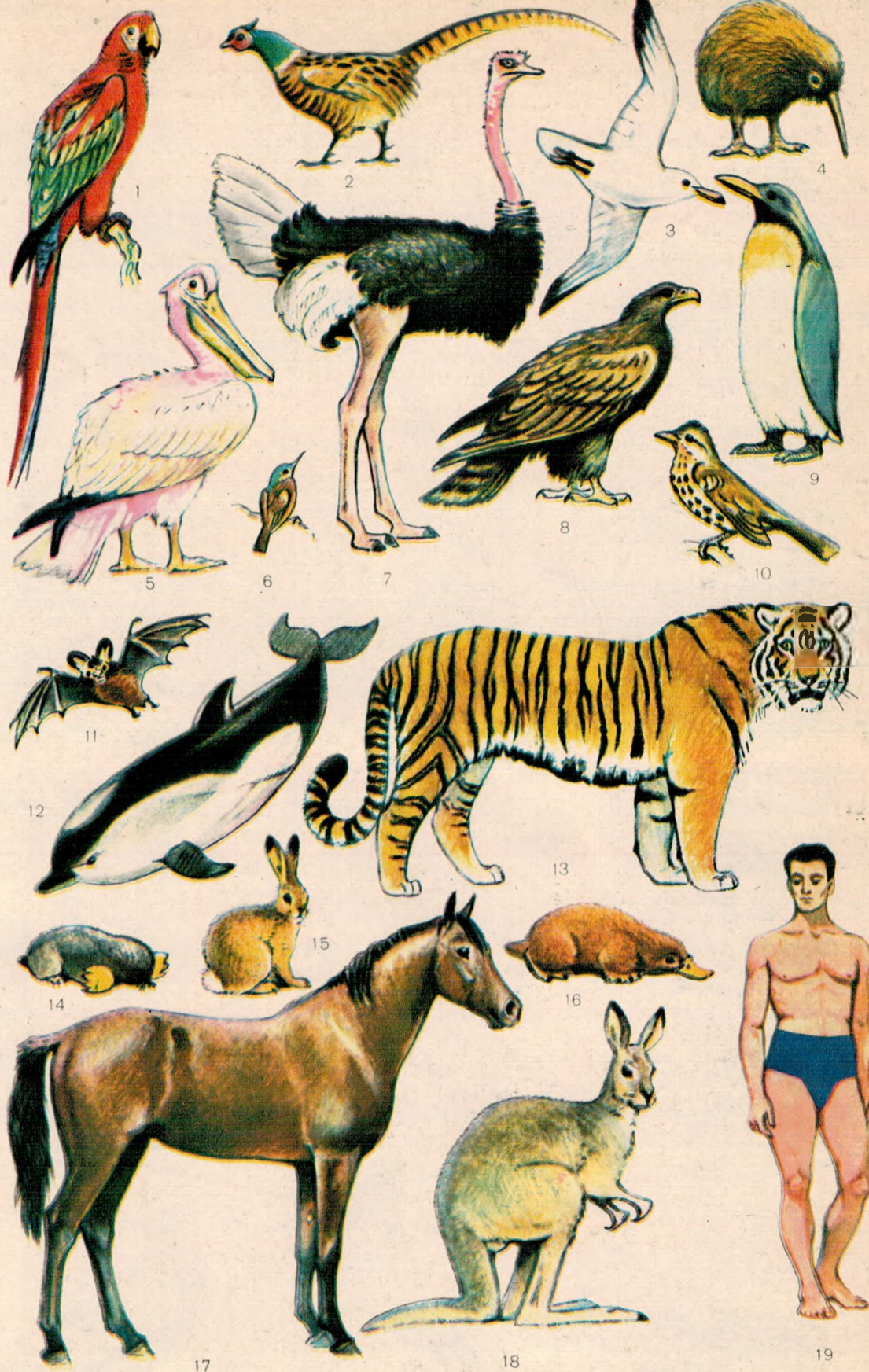


ТАБЛИЦА 13 (к стр. 18).

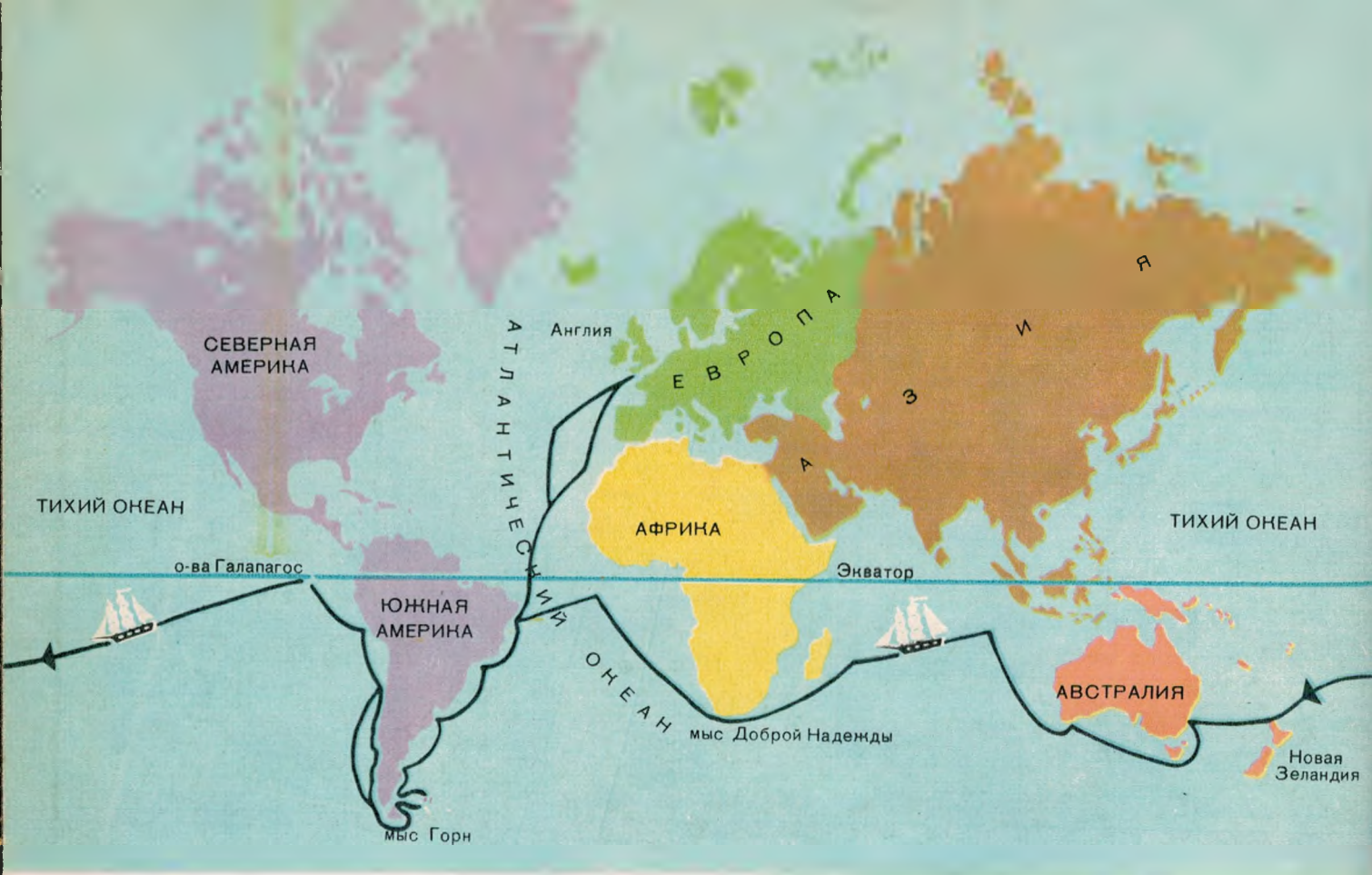
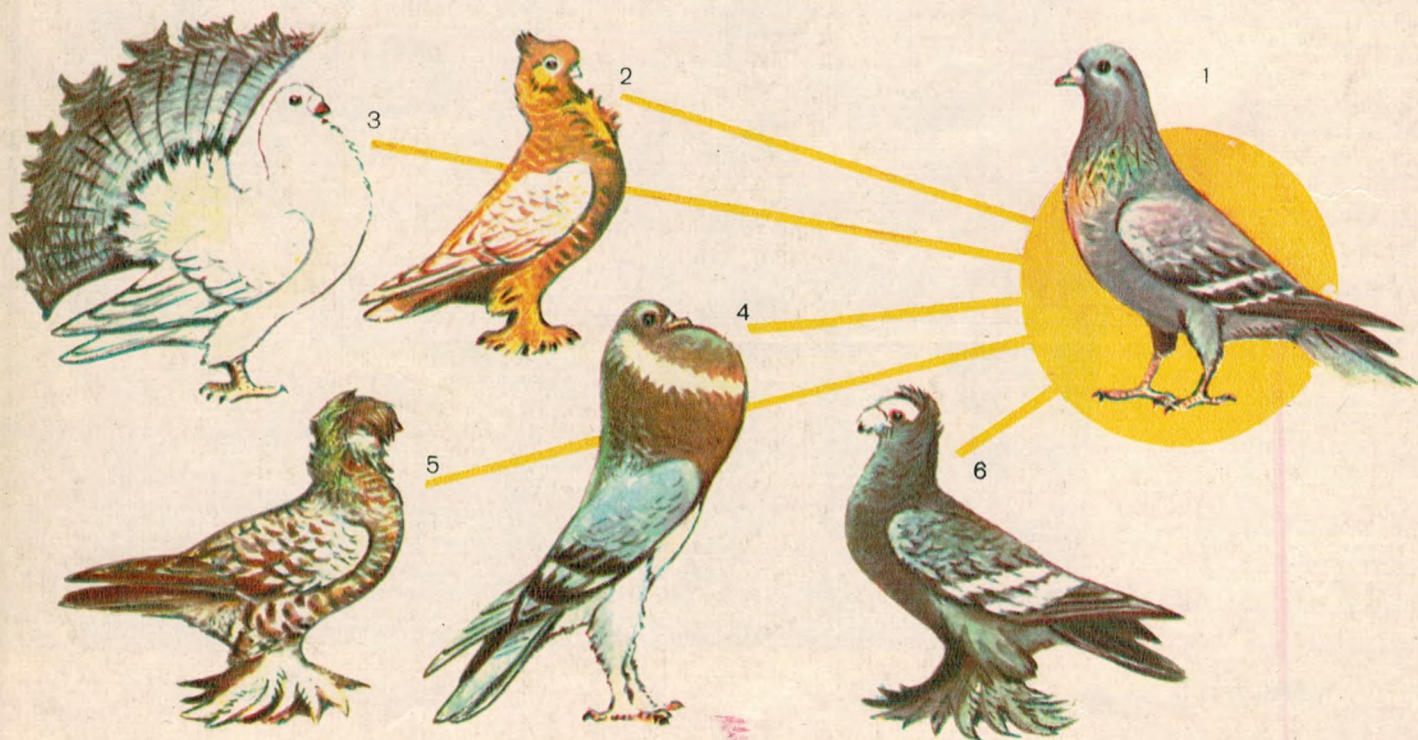


ТАБЛИЦА 14
(к стр. 26).

Всего 7 лет.

Вверху — путь корабля «Бигль». Внизу — дикий, скалистый голубь — предок необычайно разнообразных пород голубей. 1 — дикий скалистый голубь; 2 — якоринец; 3 — павлиний; 4 — дутыш; 5 — совиный; 6 — турман.



Вверху, слева — две бабочки-пяденицы на дереве со светло-серой корой; вверху, справа — две бабочки-пяденицы на дереве с темной корой; внизу — окраска этих серых древесных лягушек напоминает кору дерева, на которой они проводят много времени в поисках пищи.



ТАБЛИЦА 15 (к стр. 30).





ТАБЛИЦА 16
(к стр. 32).

Дарвиновы вьюрки: 1—7 — наземные виды, 8—13 — древесные, питающиеся в основном насекомыми.



ТАБЛИЦА 17
(к стр. 281).

В в е р х у — несмотря на близкое родство в прошлом, эти подвиды американской белки отличаются друг от друга. В н и з у — эти три подвида голубых соек населяют разные географические районы.



ТАБЛИЦА 18
(к стр. 281).

Вверху — аквариумные рыбки, выведенные путем искусственного отбора. Внизу — порода анконских овец (слева и справа) произошла путем мутации, вызвавшей укорочение ног. Овцы этой породы не могут перепрыгивать через изгороди, как нормальные овцы (в центре).



ТАБЛИЦА 19
(к стр. 281).

Сорта роз, выведенные человеком.



ТАБЛИЦА 20
(к стр. 282).

Гибридный мясной скот (внизу) был получен в результате скрещивания брахманского скота (вверху) с шотгорнским (в центре).

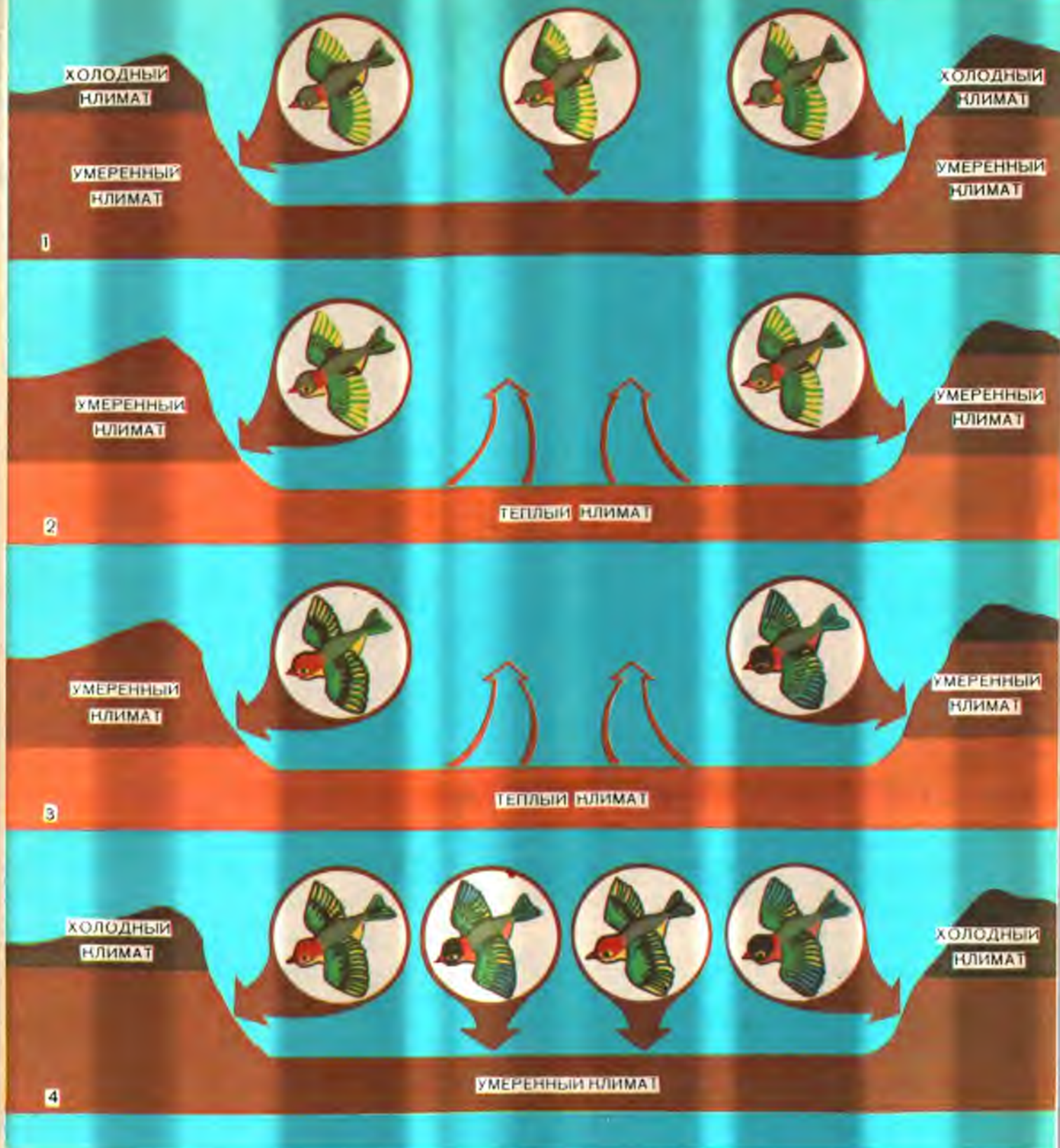


ТАБЛИЦА 21
(к стр. 284).

Схема происхождения двух близкородственных видов птиц. 1. Один и тот же вид птиц, ограниченный зоной умеренного климата, населяет склоны двух гор, разделенных 150-километровой широкой долиной. 2. Со временем климатические условия меняются и умеренная зона поднимается на склоны гор. Птицы больше не могут жить в долине. 3. Теперь эти две популяции репродуктивно изолированы. В течение тысячелетий мутации и отбор сделали их генетически различными. 4. Позже умеренная зона опять сдвигается и захватывает долину. Эти две популяции вновь встречаются, но они не могут скрещиваться.



Предполагаемый относительный возраст промежуточных черепов соответствует их положению на рисунке:

Предки человека разумного:

- 1 — кроманьонец;
- 2 — комб-капель;
- 3 — гора кармель;
- 4 — шанидар;
- 5 — джебел-карзех;
- 6 — поздний неандерталец;
- 7 — соло;
- 8 — ранний неандерталец;
- 9 — штейнгейм;
- 10 — родезиец.

Обезьянолюди:

- 11 — явантроп;
- 12 — синантроп.

Крупные человекообразные обезьяны:

- 13 — сварткранс;
- 14 — кромдрай;
- 15 — олдвай
(или зинджантроп).

Мелкие человекообразные обезьяны:

- 16 — штеркфонтейн;
- 17 — макапансчат
(или австралопитек прометеев);
- 18 — таунгс
(или австралопитек африканский).

Названия черепов даны антропологами по названию местностей, в которых они были найдены.

Желтым цветом показаны найденные остатки черепов, серым — восстановленные части.

ТАБЛИЦА 22
(к стр. 290).

Ископаемые черепа эпохи плейстоцена указывают на изменения, происшедшие со времен древнейших человекообразных.



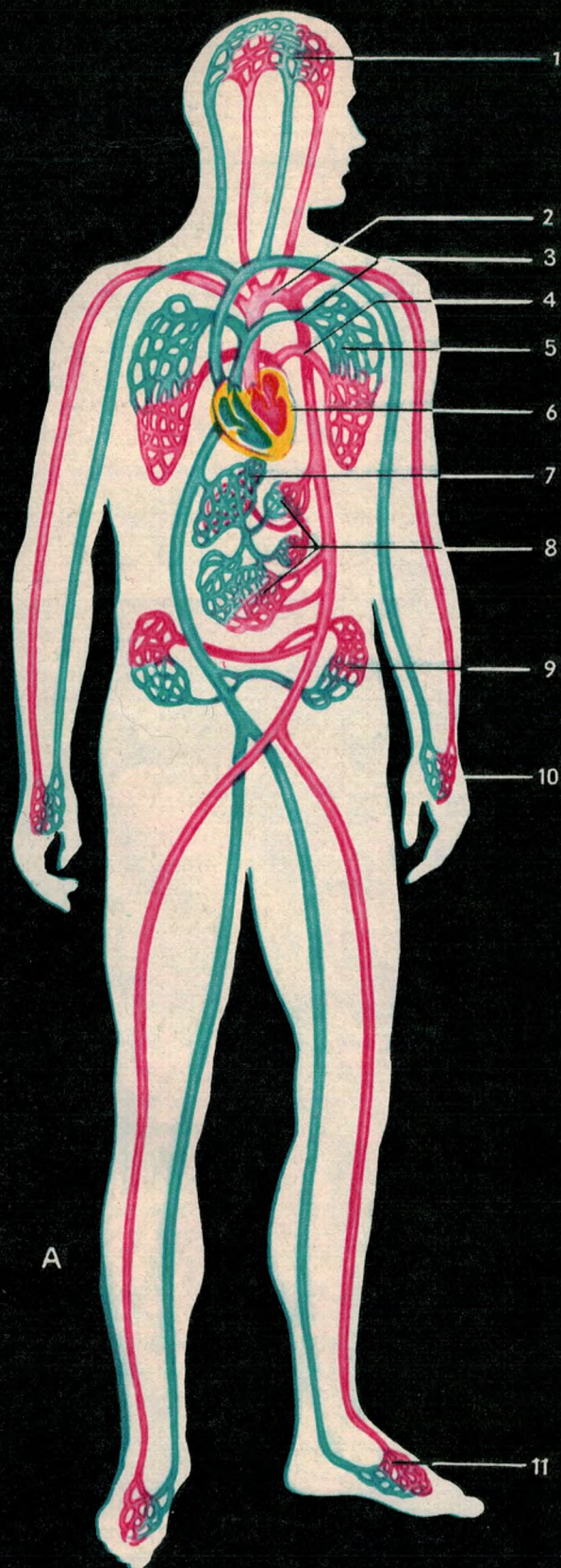
ТАБЛИЦА 23
(к стр. 290).

Во время последнего ледникового периода первобытный человек (возможно, кроманьонец) жил в пещерах Европы. На стенах таких пещер он рисовал наиболее интересные для него предметы.



ТАБЛИЦА 24
(к стр. 312).

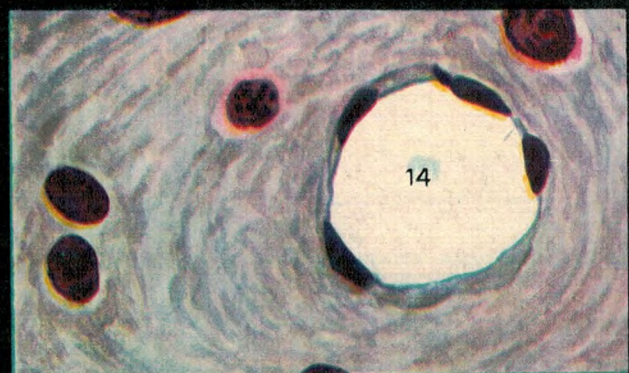
Лес каменноугольного периода (реконструкция).



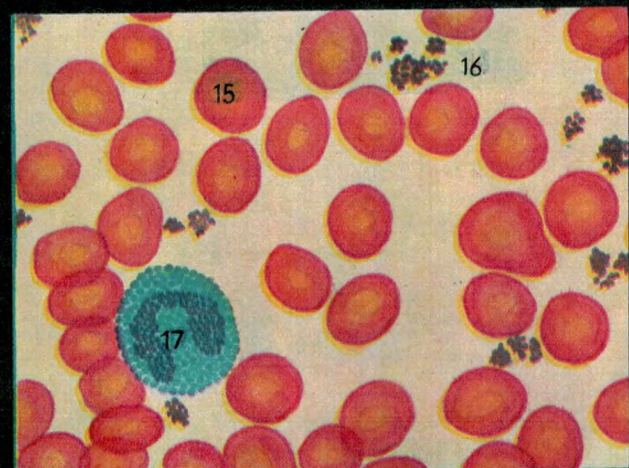
Б



В



Г



Д

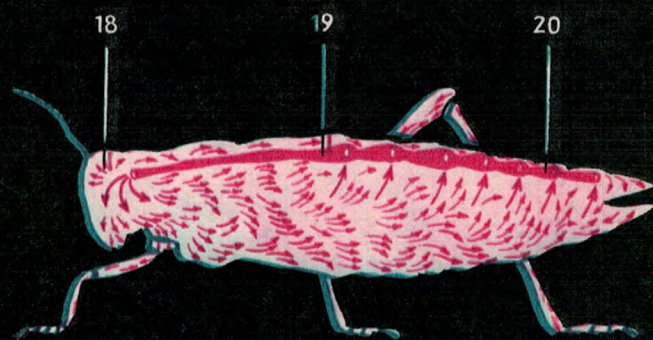
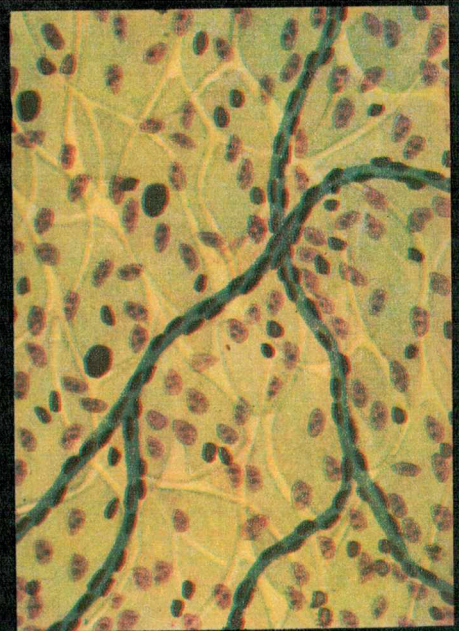
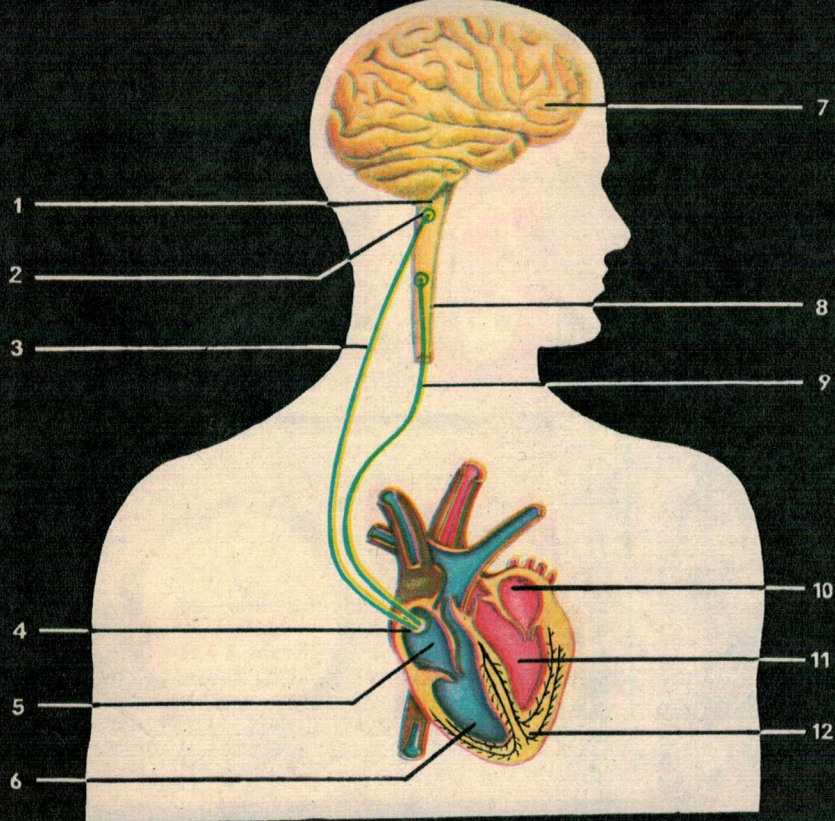


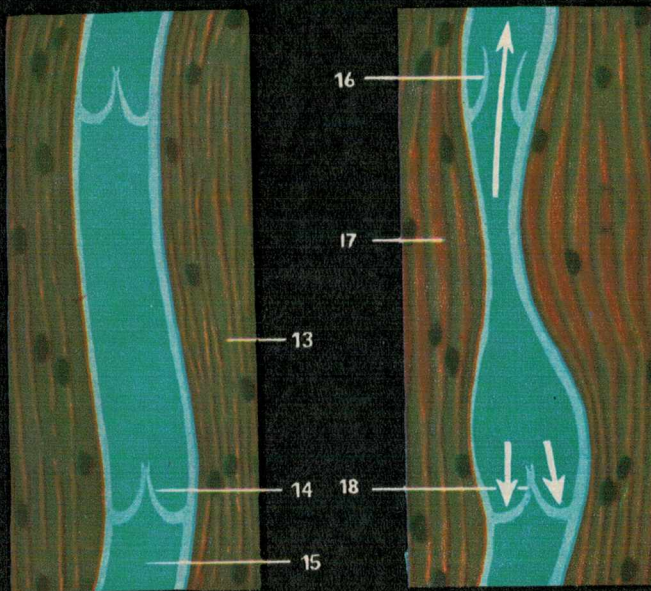
ТАБЛИЦА 25
(к стр. 322).

А. Закрытая кровеносная система: 1 — капилляры головы; 2 — аорта; 3 — левая легочная артерия; 4 — левая легочная вена; 5 — капилляры легких; 6 — сердце; 7 — капилляры печени; 8 — капилляры пищеварительных органов; 9 — капилляры почек; 10 — капилляры верхних конечностей; 11 — капилляры нижних конечностей. Б. Строение кровеносных сосудов: 12 — вена (x 240); 13 — артерия (x 240). В. 14 — капилляр (x 1450). Отметьте разницу в толщине стенок сосудов. Г. Человеческая кровь при увеличении в 1250 раз. Большая белая клетка (17), множество красных клеток без ядра (15) и маленькие пластинки (16). Д. Открытая кровеносная система кузнечика: 18 — кровь свободно движется по телу; 19 — одна из камер семикамерного сердца; 20 — щель для поступления крови.

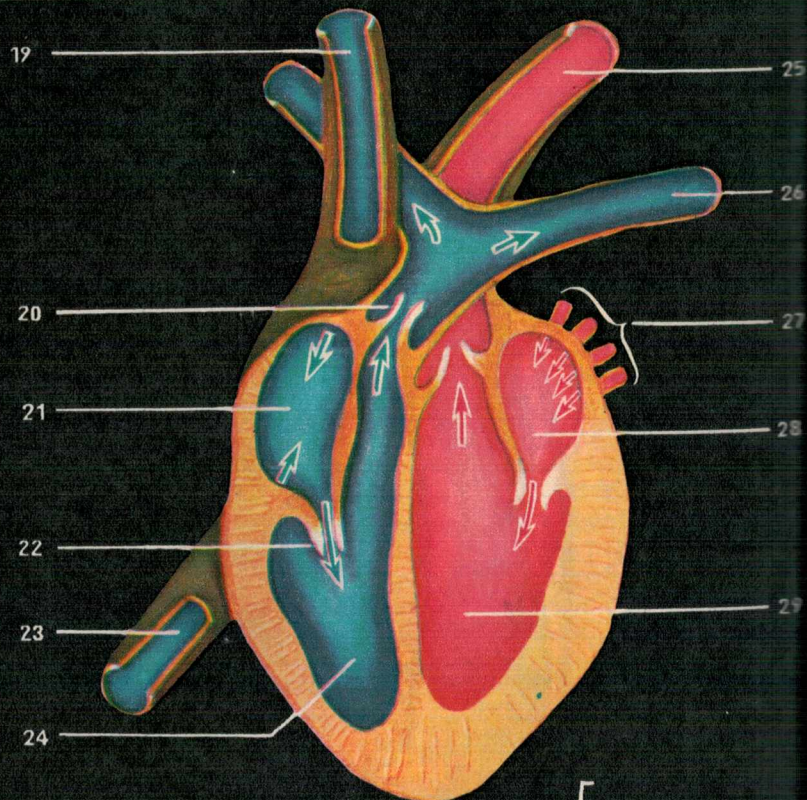


Б

А



Б



Г

ТАБЛИЦА 26
(к стр. 325).

А. Регуляция сердцебиений. 1 — продолговатый мозг; 2 — центр, определяющий скорость сокращения сердца; 3 — блуждающий нерв; 4 — область синусного узла; 5 — правое предсердие; 6 — правый желудочек; 7 — головной мозг; 8 — спинной мозг; 9 — ускоряющий нерв; 10 — левое предсердие; 11 — левый желудочек; 12 — специализированные клетки сердца, проводящие импульсы. Б. В капиллярах происходит обмен между тканями и кровью. В. Действие клапанов в венах. Слева — вена с двумя закрытыми клапанами. Справа — вена с открытыми клапанами. 13 — расслабленная мышца; 14 — закрытый клапан; 15 — вена; 16 — открытый клапан; 17 — сократившаяся мышца; 18 — закрытый клапан. Г. Сердце человека. Проследите путь крови в сердце по стрелкам: 19 — большая вена из верхней части тела; 20 — клапан; 21 — правое предсердие; 22 — клапан; 23 — нижняя полая вена; 24 — правый желудочек; 25 — аорта; 26 — легочная артерия; 27 — легочные вены; 28 — левое предсердие; 29 — левый желудочек.

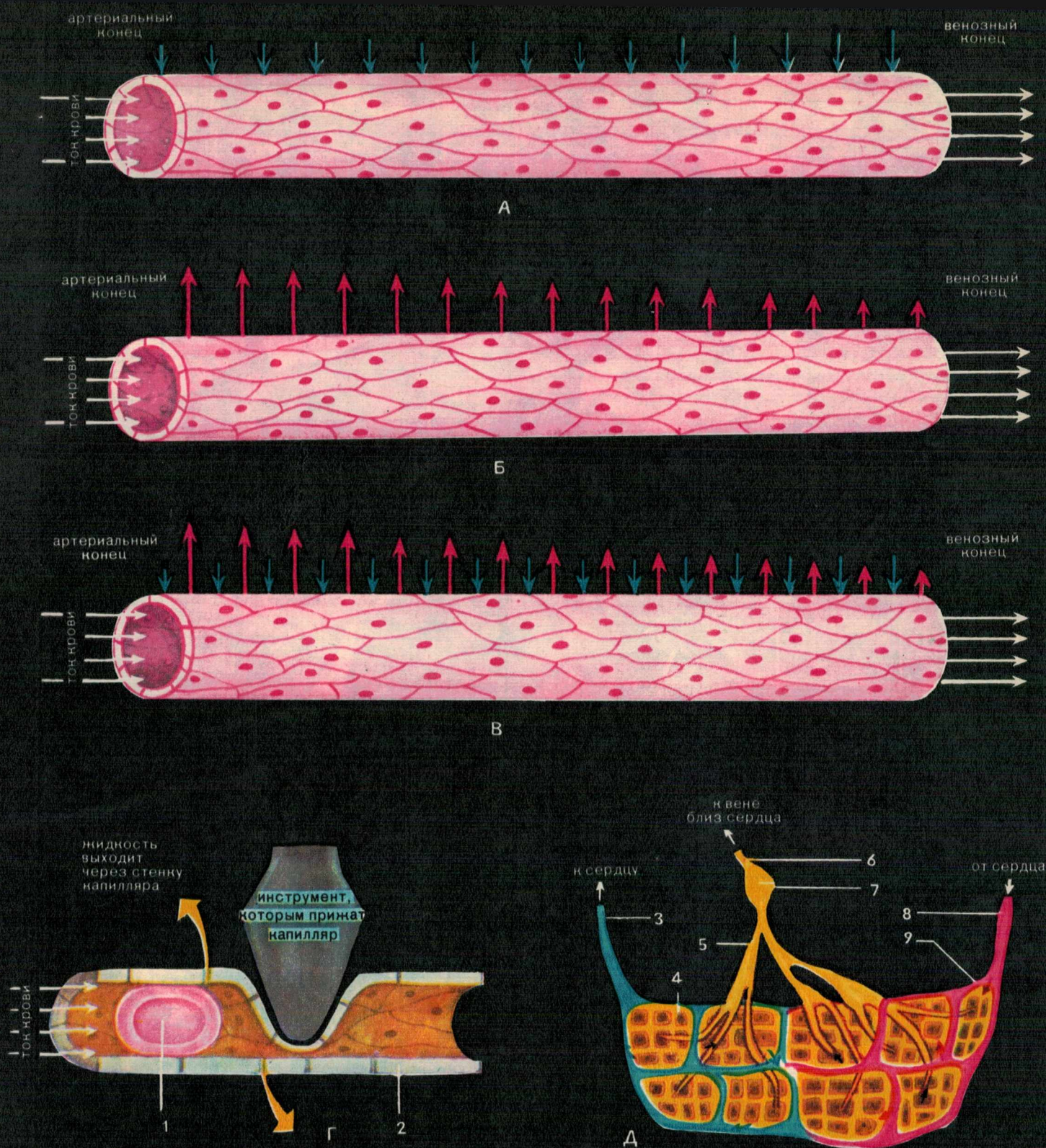


ТАБЛИЦА 27
(к стр. 329).

Гипотеза Старлинга: А. Влияние белка. Б. Влияние давления крови. В. Совместное влияние белка и давления крови. Г. Эксперимент Ландиса: 1 — эритроцит; 2 — стенка капилляра. Д. Связь между лимфатическими протоками, тканями и капиллярами; 3 — вена; 4 — клетка; 5 — лимфатический сосуд; 6 — клапан; 7 — лимфатический узел; 8 — артерия; 9 — тканевая жидкость.

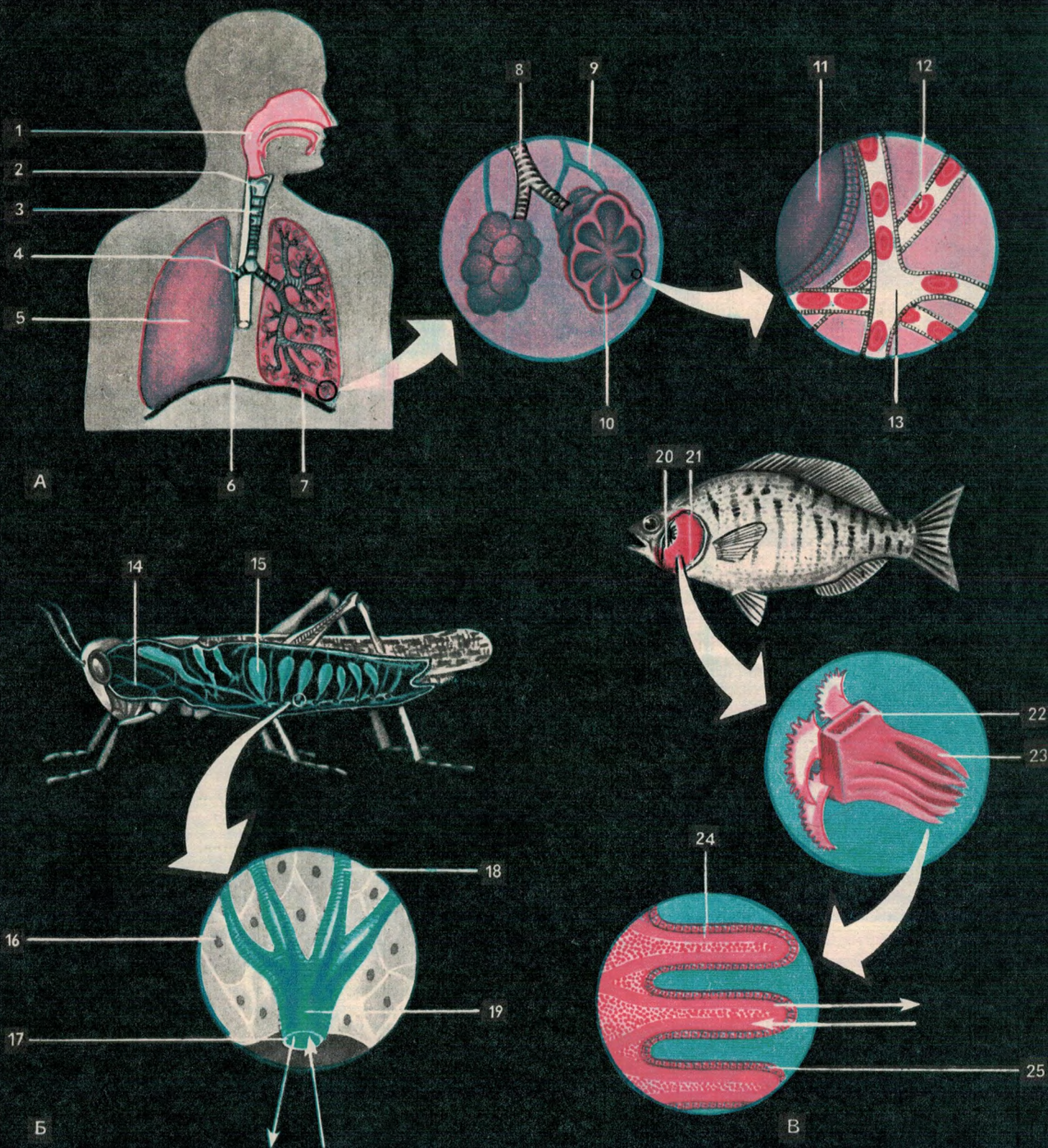


ТАБЛИЦА 28
(к стр. 334).

А. Дыхательная система человека: 1 — глотка; 2 — гортань; 3 — трахея; 4 — бронх; 5 — легкое; 6 — диафрагма; 7 — клубочек альвеол; 8 — бронхиола; 9 — мелкая вена; 10, 11 — полость альвеолы; 12 — эритроцит; 13 — легочный капилляр. **Б.** Дыхание у насекомых: 14 — система трахей; 15 — воздушные мешки; 16 — клетки ткани; 17 — газообмен: вход O_2 и выход CO_2 ; 18 — маленькая ветвь трахеи; 19 — трахея. **В.** Дыхание у рыб: 20 — удалена жаберная крышка; 21 — видны лепестки жабр; 22 — жаберная дуга; 23 — жаберная нить; 24 — капилляр; 25 — наружные клетки капилляра. Стрелками показан газообмен: вход O_2 из воды и выход в воду CO_2 .

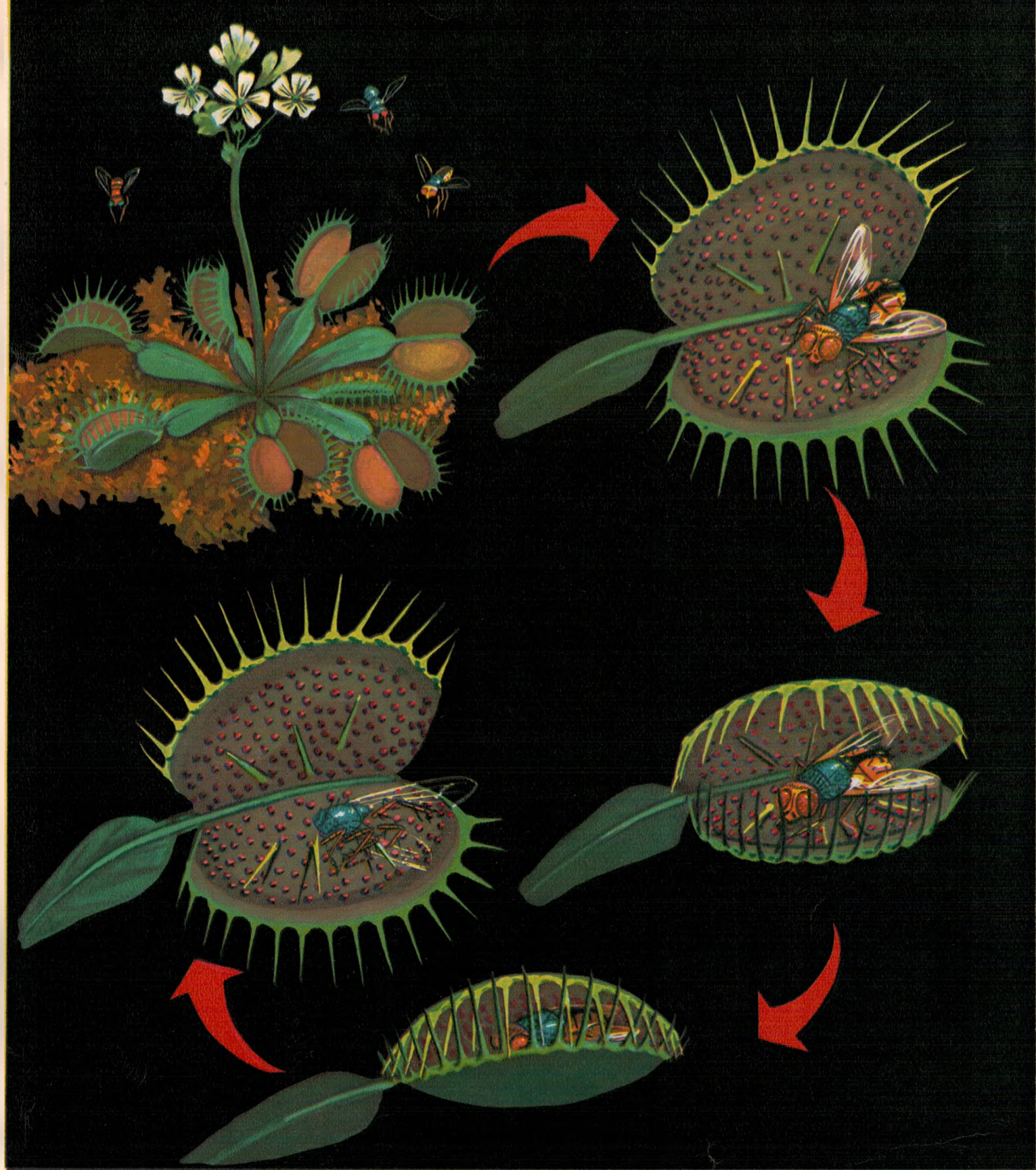
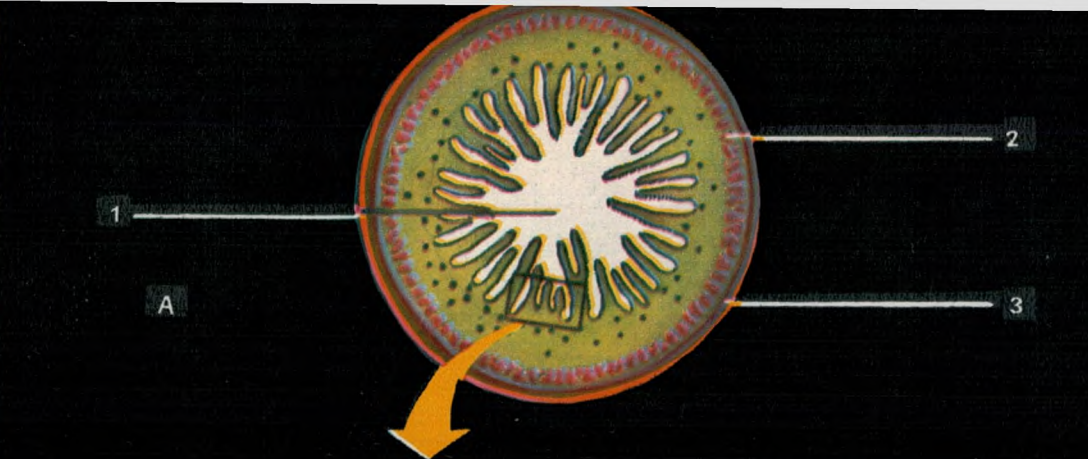


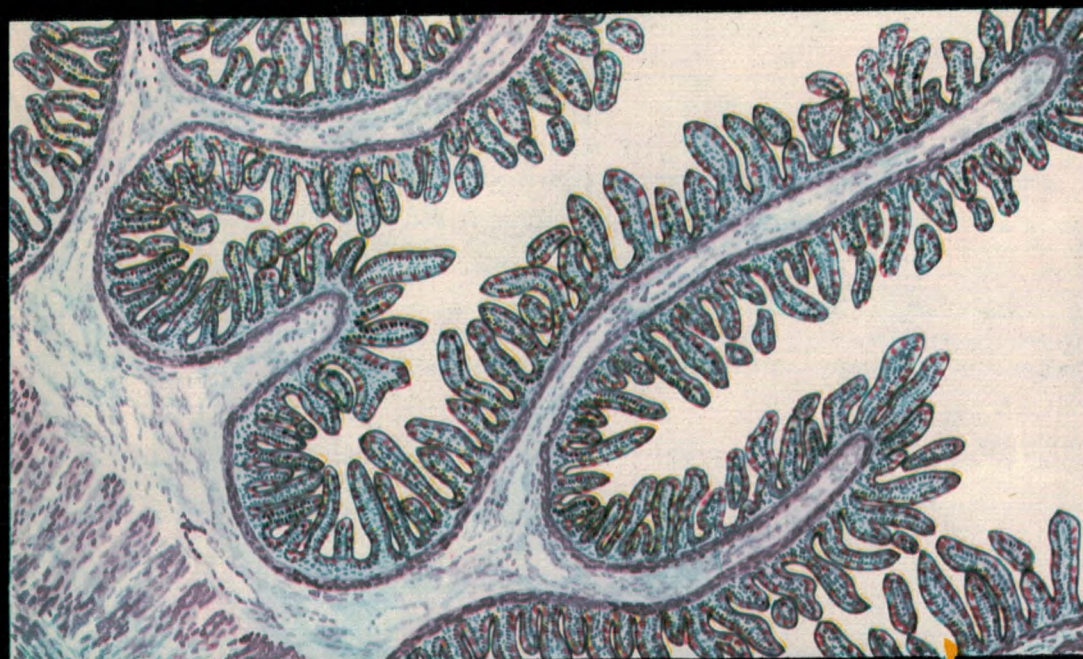
ТАБЛИЦА 29
(к стр. 341 и 405).

Поимка насекомого венериной мухоловкой. Ткани мухи, попавшей в ловушку, подвергаются внеклеточному пищеварению.

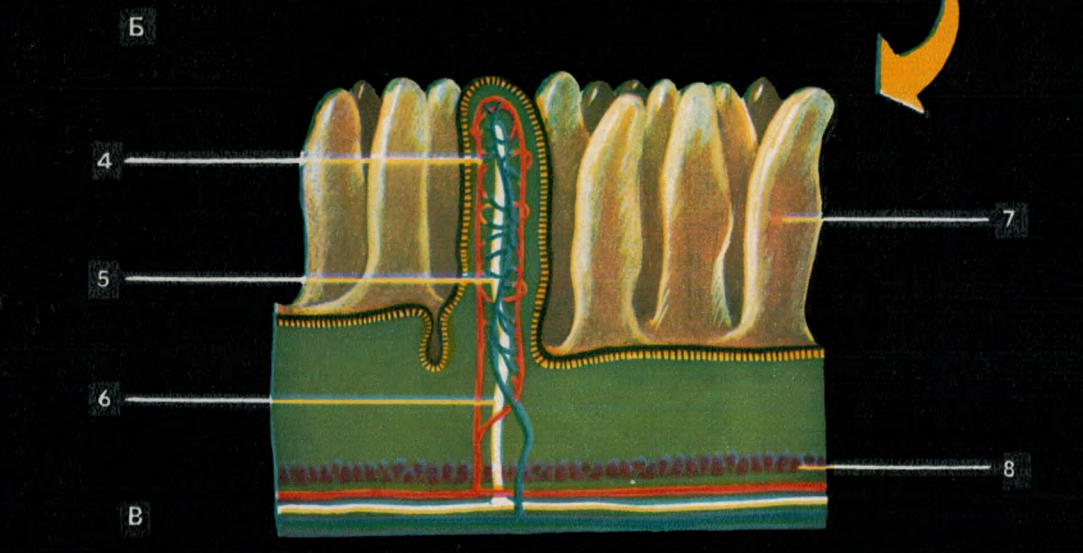


- А. Срез кишки:
- 1 — полость кишечника;
 - 2 — внутренний мышечный слой;
 - 3 — наружный мышечный слой.

- Б. Фотография кишечных ворсинок.



- В. Срез через отдельную ворсинку:
- 4 — артерия;
 - 5 — вена;
 - 6 — лимфатический сосуд;
 - 7 — ворсинка;
 - 8 — мышечный слой.



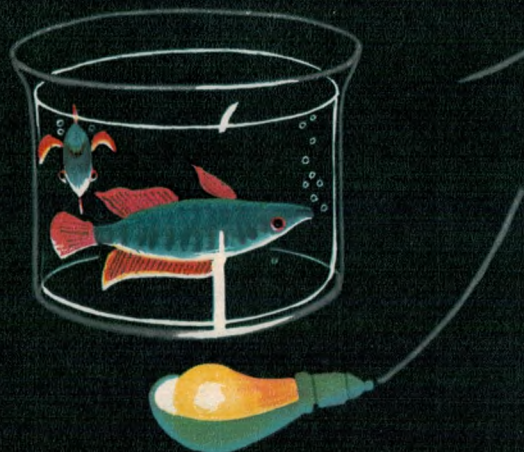
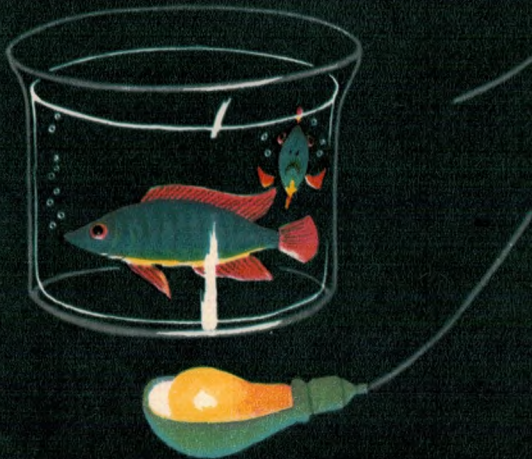
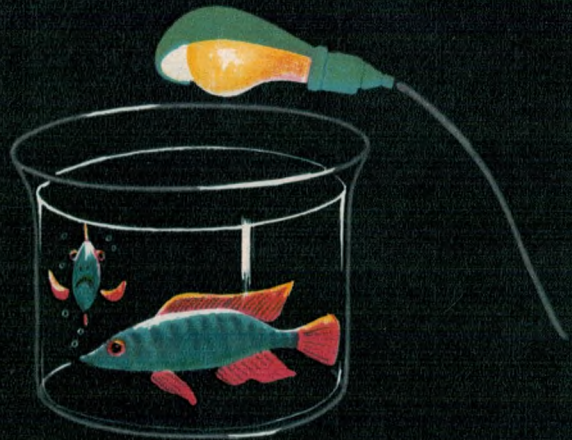
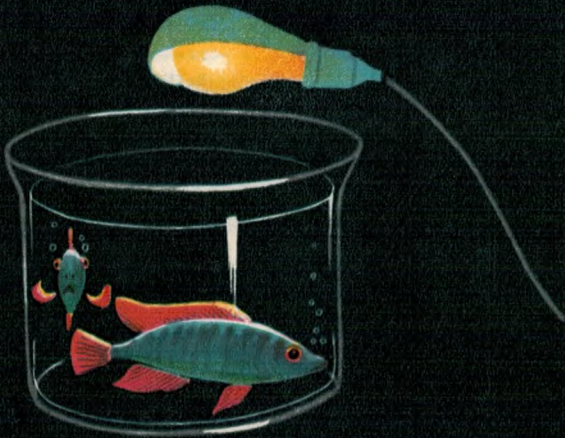
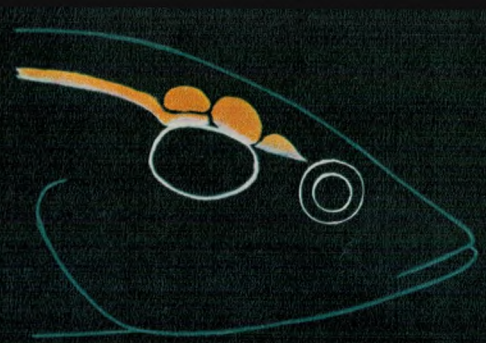
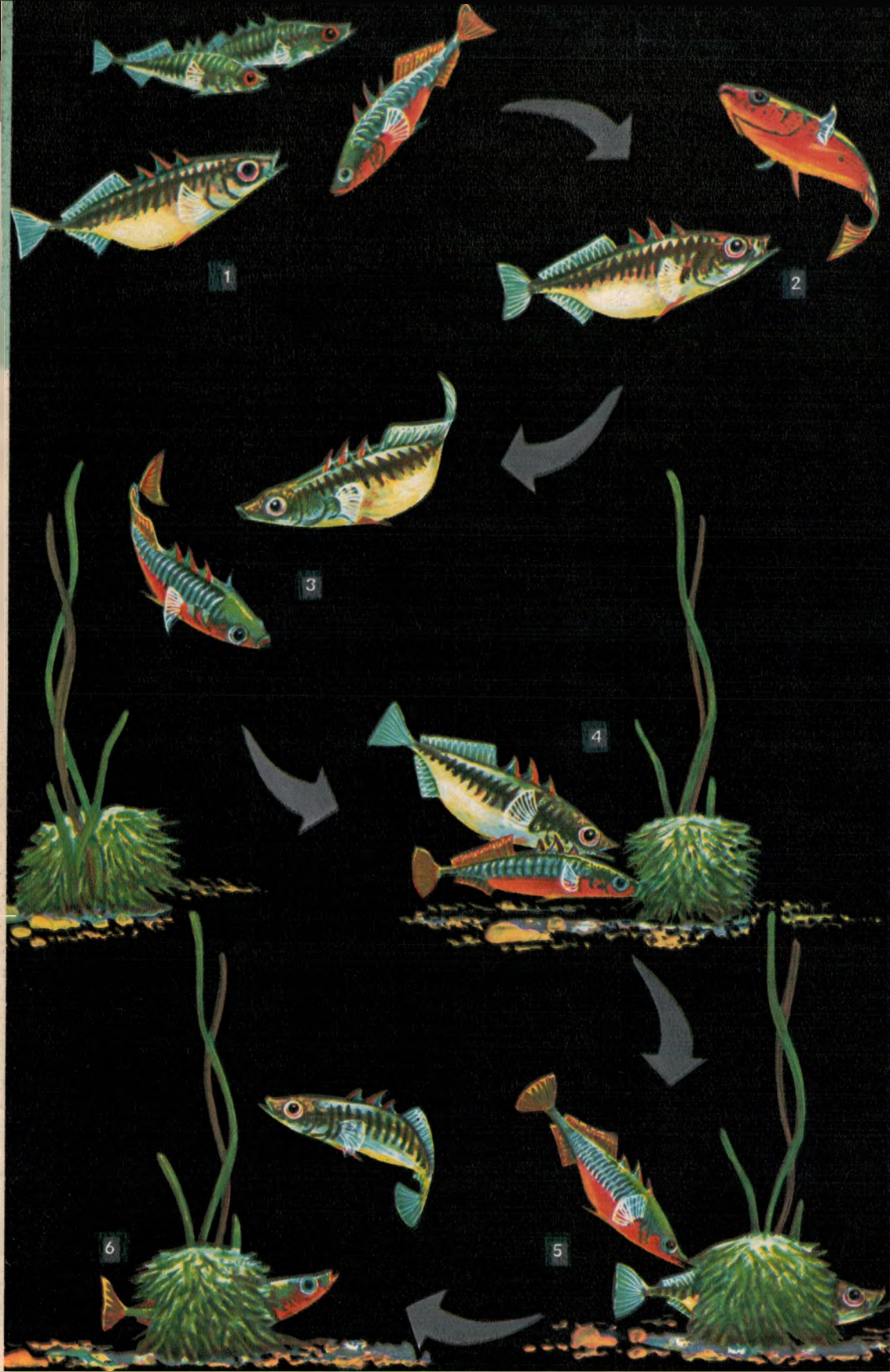


ТАБЛИЦА 31
(к стр. 407).

Ответная реакция рыбы на свет и силу тяжести. Свет, идущий сверху или снизу, не меняет ориентации нормальной рыбы. Однако, если свет идет сбоку, рыба поворачивается к нему спиной. Отметьте отличие в ответной реакции на свет у рыб с удаленными органами равновесия (внизу). Слева — нормальная рыба; справа — рыба с удаленным органом равновесия



Брачное поведение
колюшки:

- 1 — самец угрожает стая;
- 2 — красное брюшко
самца привлекает
самку;
- 3 — самец зигзагами дви-
жется к гнезду; сам-
ка следует за ним;
- 4 — самец ведет самку
в гнездо;
- 5 — самка откладывает
икру;
- 6 — самец бьет самку,
она покидает гнездо,
самец входит в гнездо
и оплодотворяет
икру.

ТАБЛИЦА 32 (к стр. 408).



ТАБЛИЦА 33
(к стр. 430).

Жизнь муравейника.



ТАБЛИЦА 34
(к стр. 430).

Королевские пингвины собираются в колонии, чтобы высидеть яйца. Каждая птица высиживает единственное яйцо.

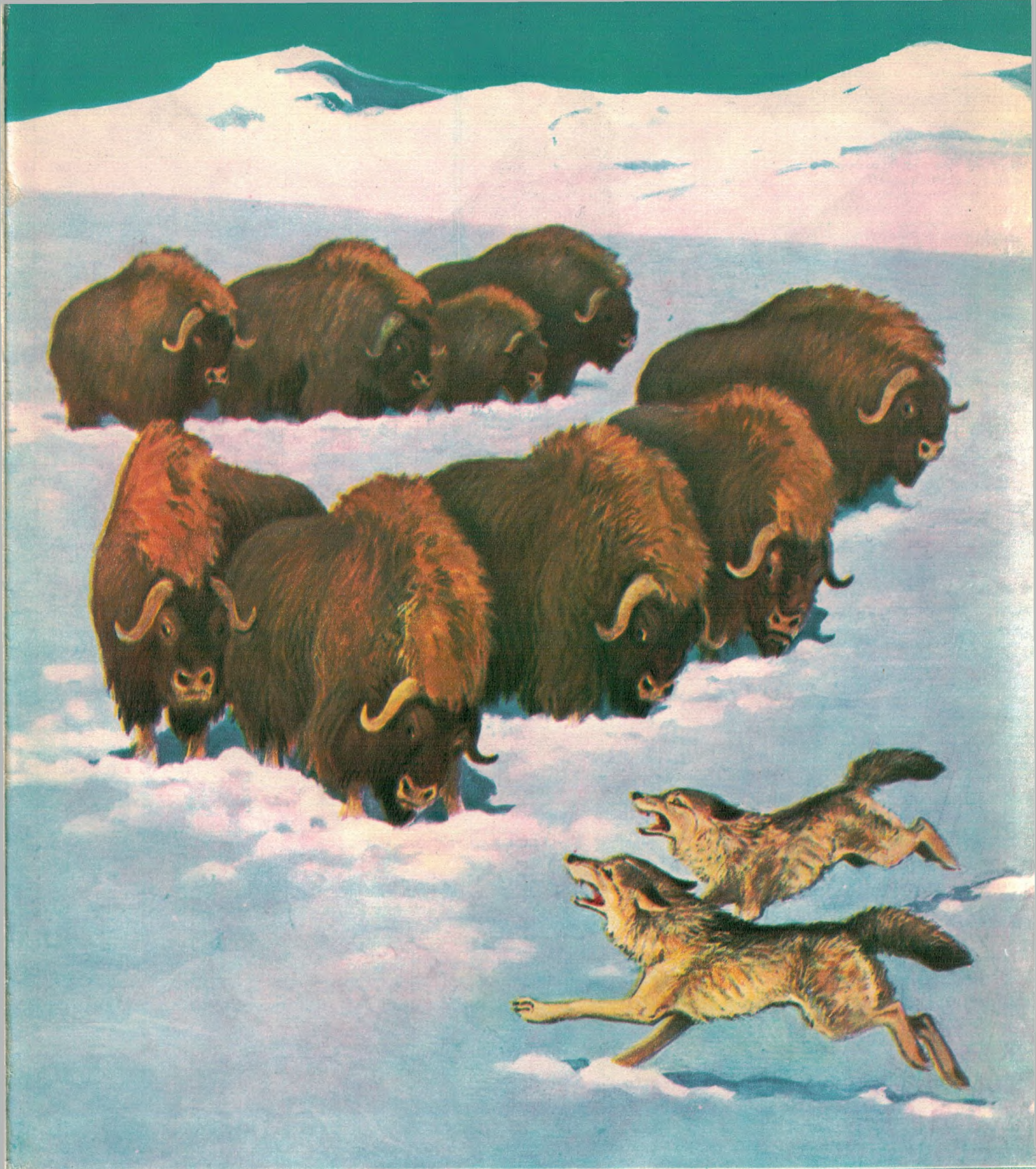


ТАБЛИЦА 35
(к стр. 431).

Мускусные быки становятся близко друг к другу, образуя линию обороны при опасности.

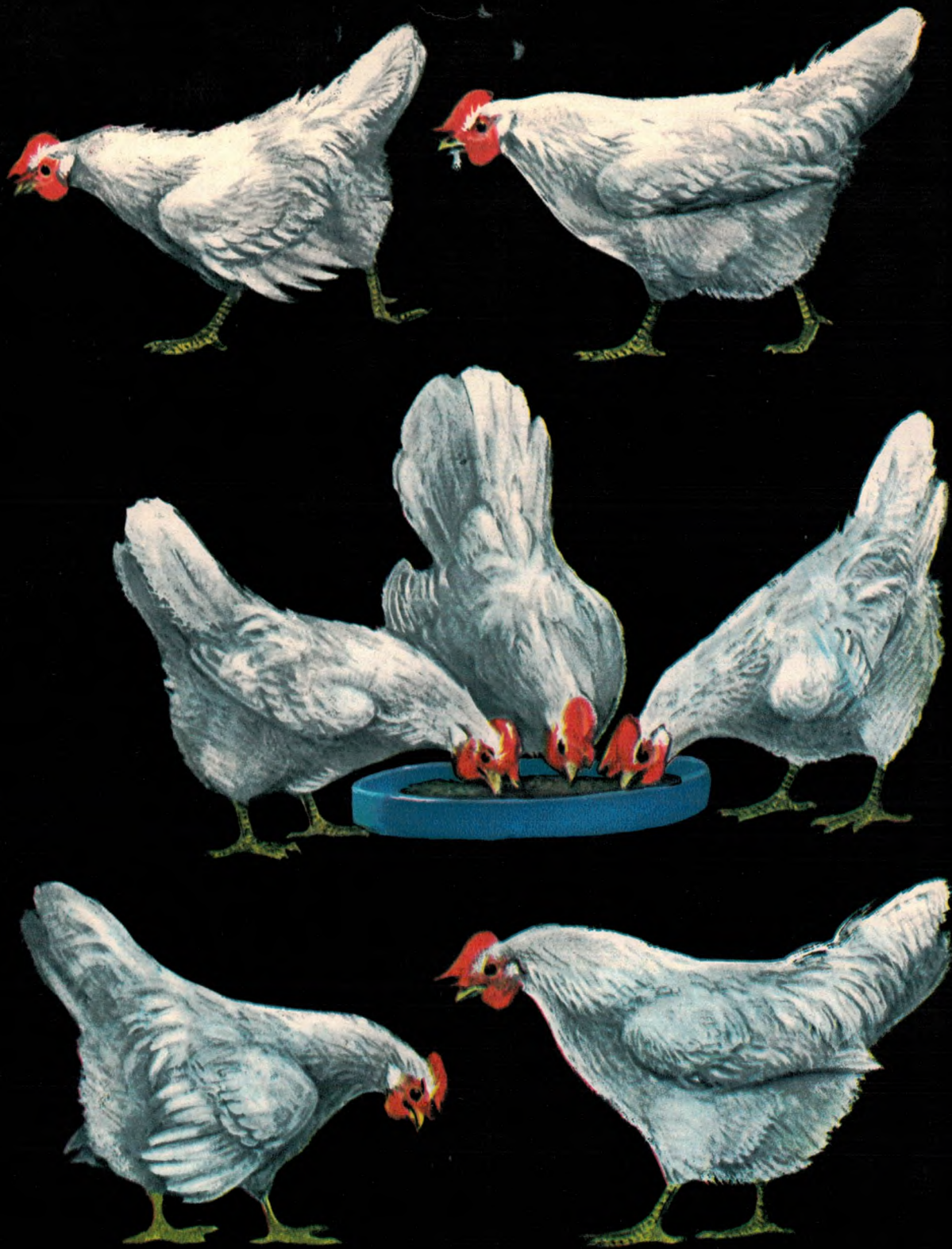


ТАБЛИЦА 36
(к стр. 436).

Отношения доминирования в группе белых кур-леггорнов. Вверху — курица слева при первом контакте подчинилась курице справа, в то время как она отвернулась, правая (доминирующая курица) вырвала у нее перо из хвоста. Ниже, в центре — последнюю курицу из группы клюет самая главная курица. Эта главная курица находится вдали от кормушки, три другие курицы, занимающие промежуточное положение в группе, бросились к пище. Эти три образуют между собой треугольник (движущийся против часовой стрелки), вносящий искажение в единую линию доминирования.



ТАБЛИЦА 37
(к стр. 438).

Лидерство животных — одно из приспособлений к общественной жизни.



ТАБЛИЦА 38.
(к стр. 439).

Ржанка разными способами защищает свою территорию.



ТАБЛИЦА 39
(к стр. 440).

Вверху — улей для наблюдений с вертикально расположенными сотами и стеклянными боковыми стенками. Внизу — танцы пчел: слева — круговой танец; справа — виляющий танец.

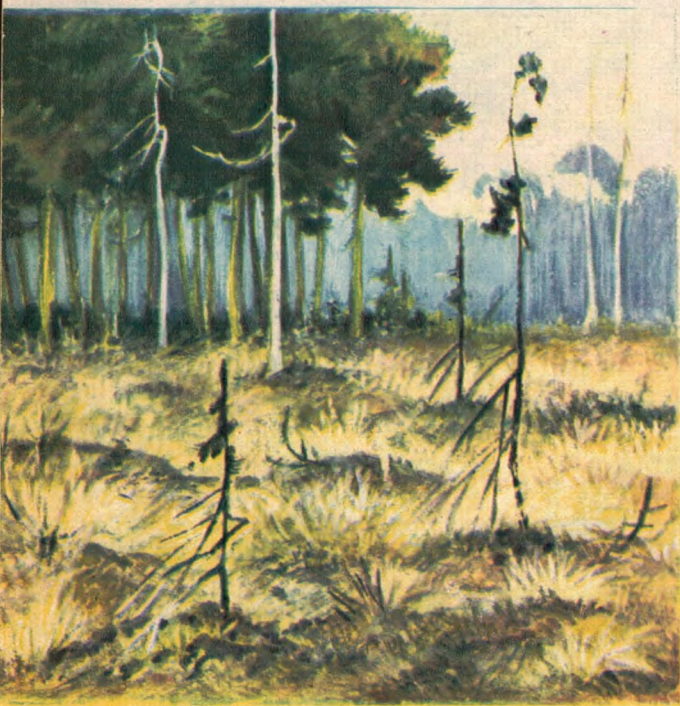
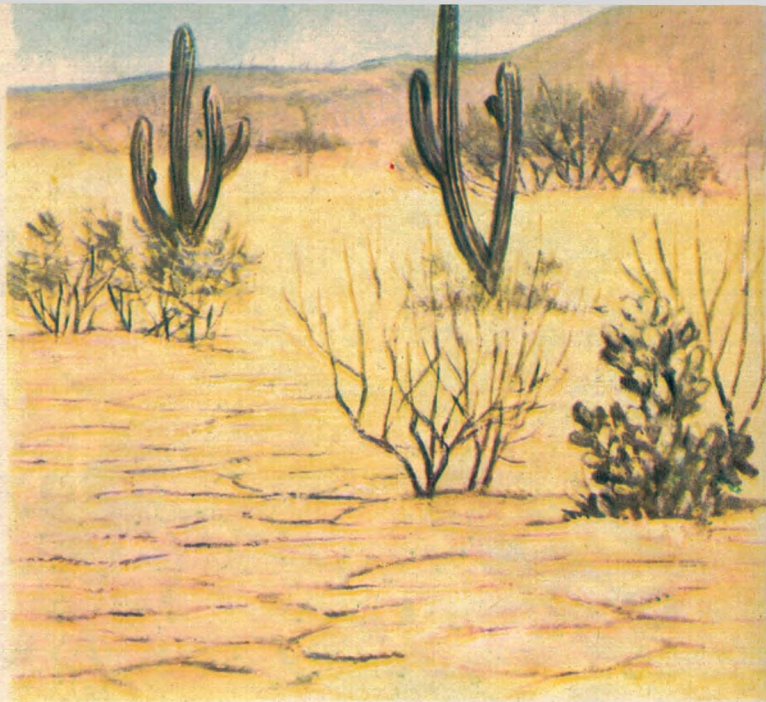
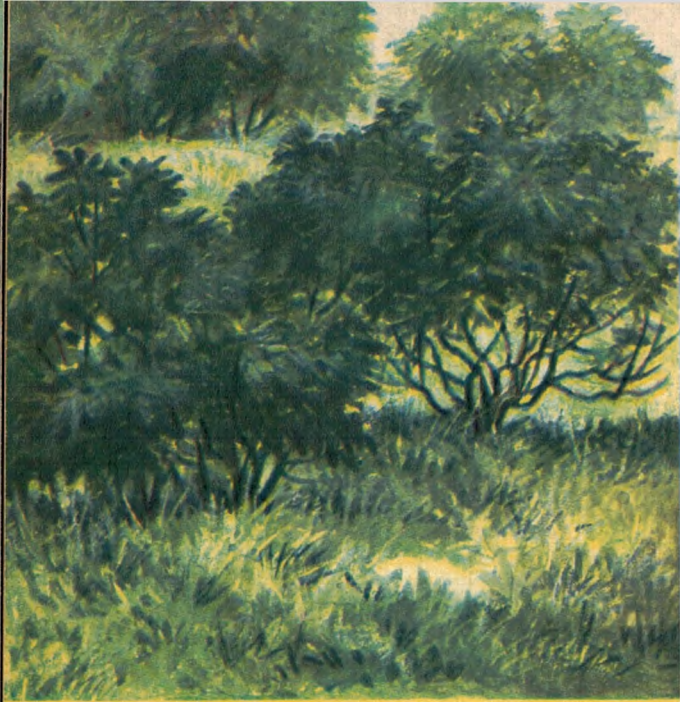


ТАБЛИЦА 40
(к стр. 446).

Примеры сухопутных растительных сообществ. Вверху, слева — кустарниковая пустошь; вверху, справа — пустыня; внизу, слева — заболачиваемый хвойный лес; внизу, справа — смешанный лес.

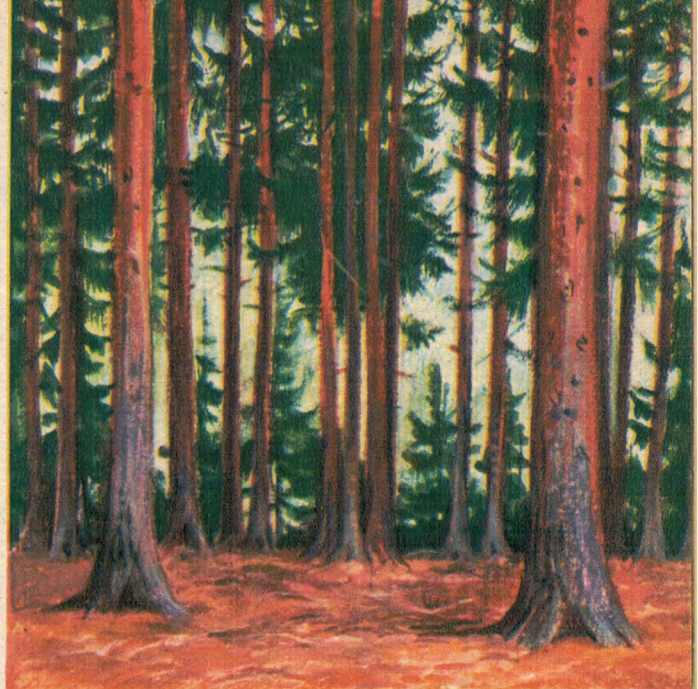


ТАБЛИЦА 41
(к стр. 446).

Примеры сухопутных растительных сообществ. Вверху, слева — широколиственный лес; вверху, справа — хвойный лес; внизу, слева — альпийский луг; внизу, справа — степь.

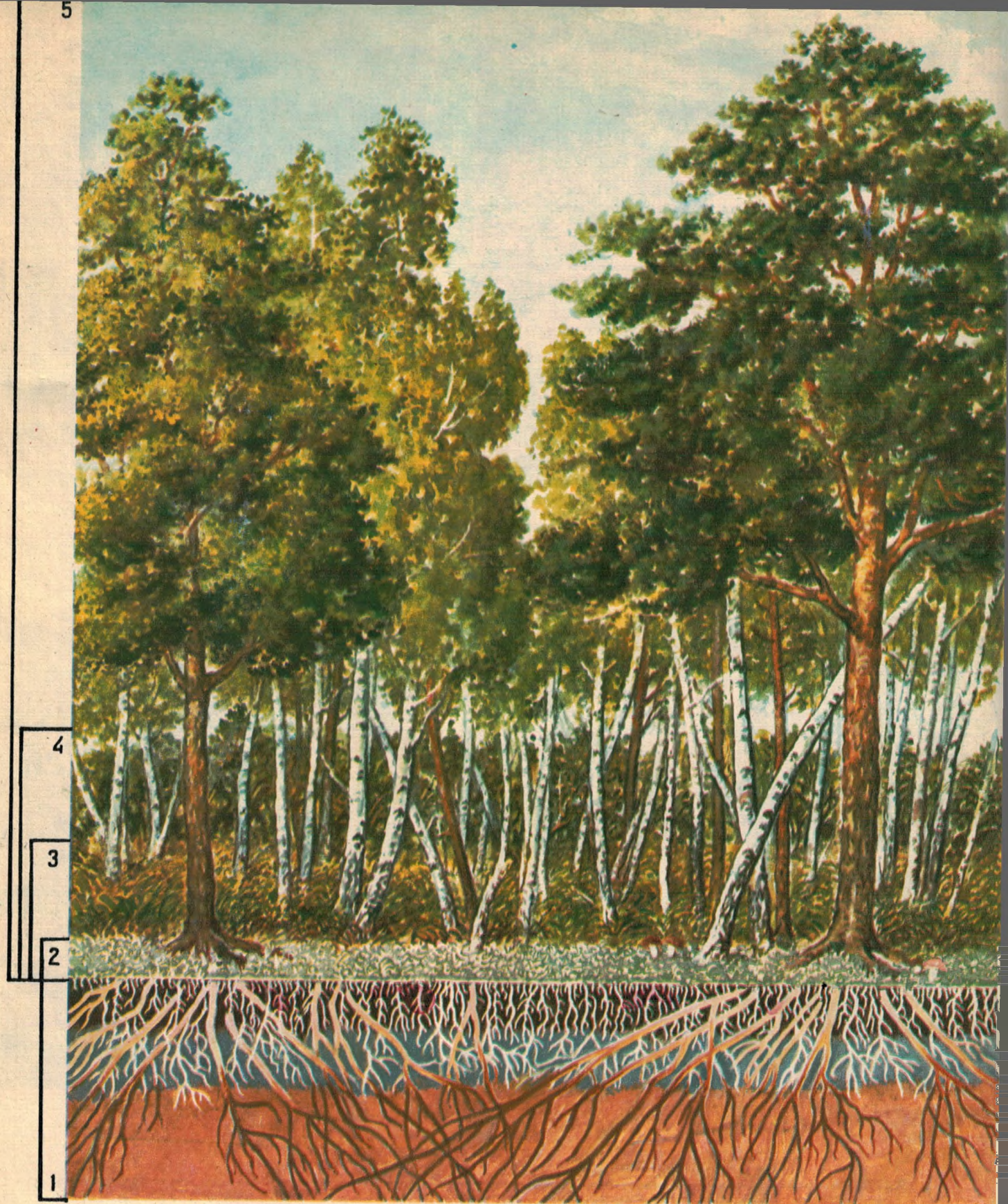


ТАБЛИЦА 42
(к стр. 447).

Во многих сообществах (особенно в лесных) от подножия до вершин деревьев располагается несколько ярусов, каждый из которых имеет собственный микроклимат и свои формы жизни: 1 — почвенный ярус; 2 — напочвенный ярус (грибы, лишайники); 3 — травы; 4 — кустарники; 5 — деревья.



ТАБЛИЦА 43
(к стр. 448).

Места обитания белохвостых оленей — подножия лесов. Таким образом у оленя есть экологическая ниша, в которой проходит его деятельность в составе лесного сообщества.



ТАБЛИЦА 44
(к стр. 449).

На границе между лугом и лесом имеется хорошо развитая полоса трав и кустарников. Она содержит большее разнообразие видов растений и животных, чем луг или лес.

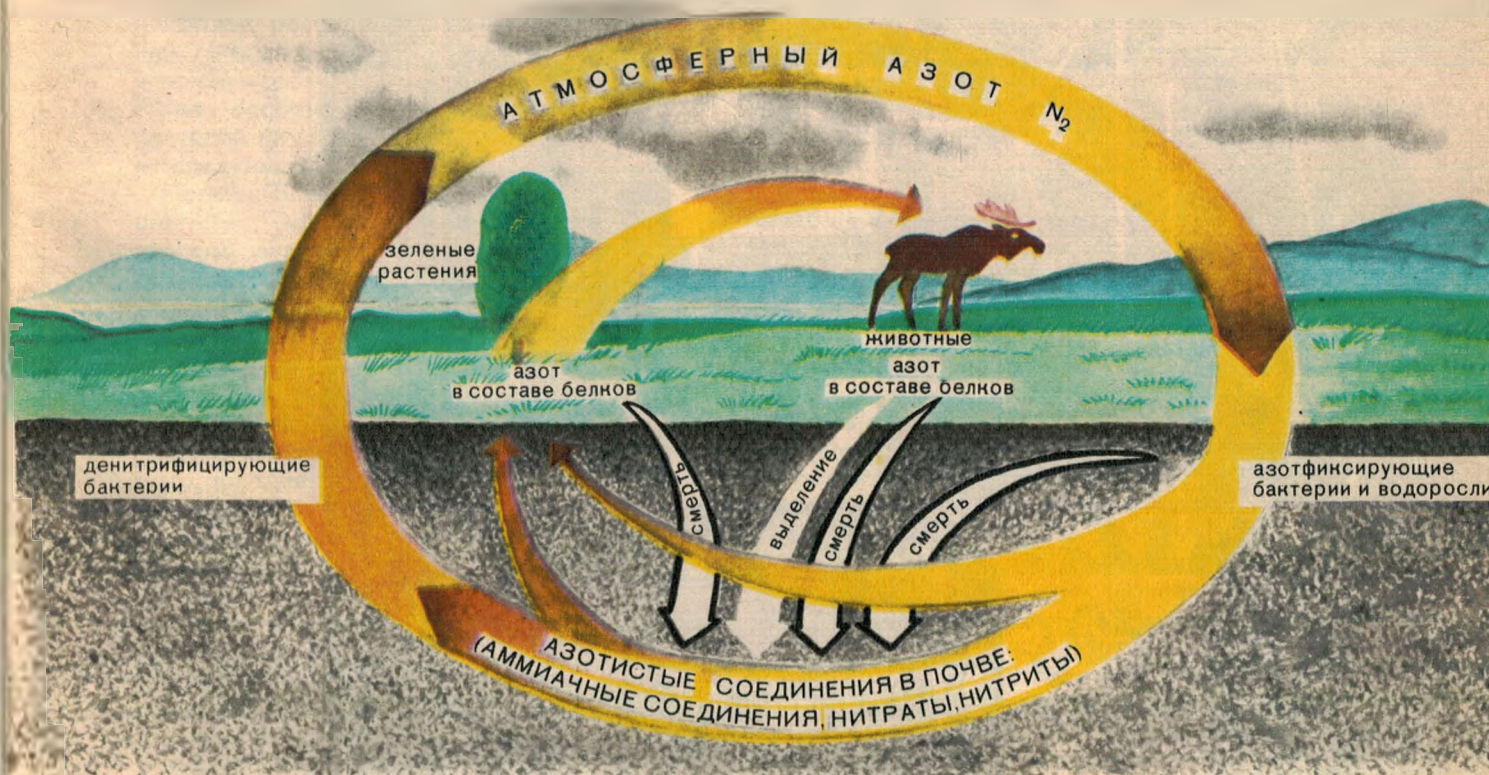
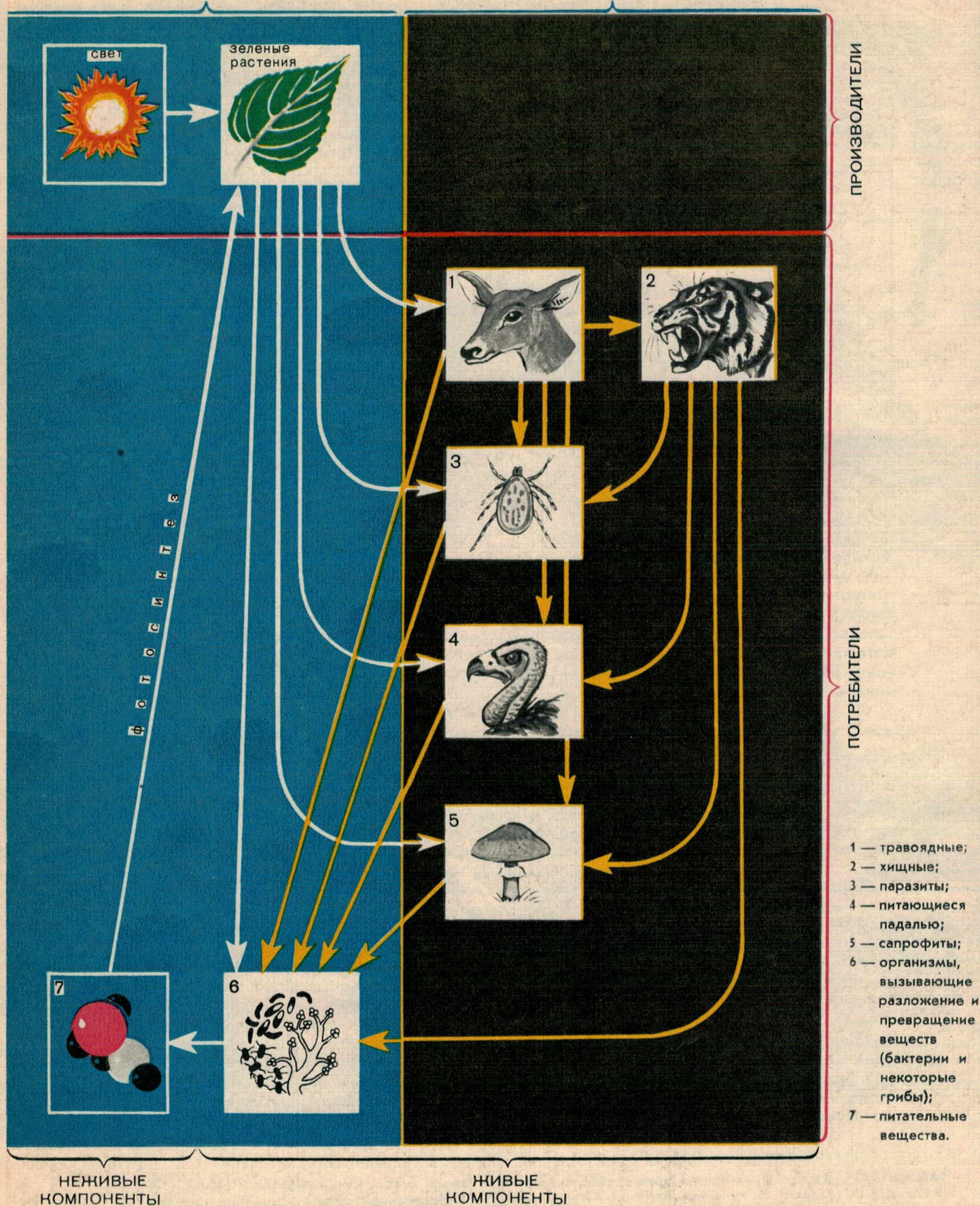


ТАБЛИЦА 45
(к стр. 452).

Вверху — энергия солнца обеспечивает круговорот воды. Каким образом сообщество зависит от лучистой энергии? Внизу — азот в определенной форме постоянно циркулирует в сообществе. Как круговорот азота связан с цепью питания?



ПРОИЗВОДИТЕЛИ

ПОТРЕБИТЕЛИ

- 1 — травоядные;
 2 — хищные;
 3 — паразиты;
 4 — питающиеся падалью;
 5 — сапрофиты;
 6 — организмы, вызывающие разложение и превращение веществ (бактерии и некоторые грибы);
 7 — питательные вещества.

ТАБЛИЦА 46
 (к стр. 452).

Сообщество как самоподдерживающаяся и объединенная система.

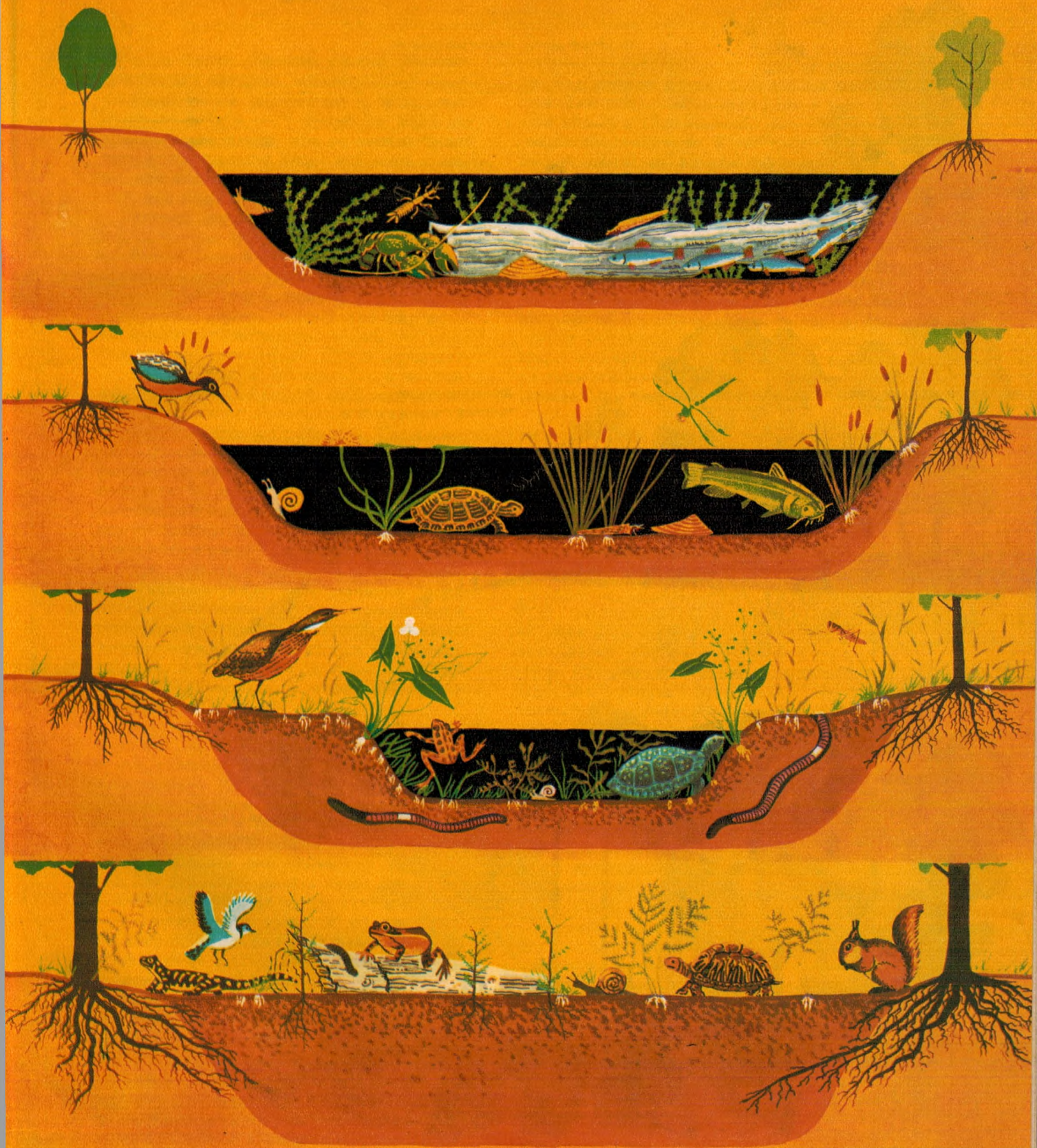


ТАБЛИЦА 47
(к стр. 454).

Так же как структура заброшенного поля изменяется со временем, изменяется и этот пруд. Здесь изображена сукцессия сообществ, приводящая к образованию климаксного сообщества.



ТАБЛИЦА 48
(к стр. 454).

При определенных условиях песчаные дюны, поросшие травой, постепенно превращаются в буково-кленовый лес.



Одна из этих змей смертельно ядовита; почему они так похожи друг на друга?

- 1 — коралловый аспид;
- 2 — симофис;
- 3 — королевская змея.

Объясните, почему некоторые цветки так ярко окрашены, а другие нет:

- 4 — шиповник;
- 5 — пшеница;
- 6 — венерин башмачок.

смер-
у они
руга?

Попробуйте выстроить в
ряд по степени сложности
строения живые существа,
изображенные на этой стра-
нице:

- 1 — коралл горгония;
- 2 — морской конек;
- 3 — ленивец;
- 4 — спинорог;
- 5 — агама;
- 6 — сине-зеленые водоросли;
- 7 — актиния;
- 8 — вольвокс.

