

# ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

## 10-11 кл.

Л.В.ВЫСОЦКАЯ, Г.М.ДЫМШИЦ, Е.М.НИЗОВЦЕВ,  
М.Г.СЕРГЕЕВ, Д.Ч.СТЕПАНОВА,  
М.Л.ФИЛИПЕНКО, В.К.ШУМНЫЙ

Учебник написан коллективом авторов, работа между которыми распределилась следующим образом: профессор Г.М.Дымшиц написал §§ 2-5, 7 и 9; профессор Л.В.Высоцкая - §§12-14,19, 21-29, 49 и 55. Профессору М.Г.Сергееву принадлежат §§31-43, 46-48 и 57-59; Д.Ч.Степановой §§1,10-11; академику РАН В.К.Шумному - §§50-52. Параграфы 6 и 8 написаны совместно Г.М.Дымшицем и Л.В.Высоцкой, а §§ 16 и 20 - Г.М.Дымшицем, Л.В.Высоцкой и Д.Ч.Степановой. Параграфы 15, 17, 18 - совместная работа Л.В.Высоцкой и Д.Ч.Степановой, а §§30, 44 и 45 - Л.В.Высоцкой и М.Г.Сергеева. В соавторстве написаны §53 (В.К.Шумный и Л.В.Высоцкая), §54 (канд.биол.наук М.Л.Филипенко и Л.В.Высоцкая) и §56 (М.Л.Филипенко, Л.В.Высоцкая и Е.М.Низовцев).

Л.В.Высоцкая снабдила текст схемами и рисунками (кроме §§31-43, 46-48 и 57-59), осуществила общую редакцию книги. На заключительном этапе работы каждый параграф был обсужден с М.Г.Сергеевым.

### **Введение**

Наступил XXI век. Его считают веком биологии. Уже сейчас без биологических знаний невозможно производство продовольствия, лекарственных препаратов, организация системы здравоохранения, сохранение окружающей среды и биологического разнообразия. В будущем роль биологии в жизни человека будет возрастать.

Вы изучаете биологию, начиная с 6-го класса. Познакомились с разнообразием живых организмов, с тем как они устроены и функционируют. Особенно подробно вы изучали функциональную организацию человеческого организма.

Несмотря на разнообразие проявлений жизни, существуют общие принципы ее организации и эволюции. С ними вас знакомит наш учебник.

Каждый параграф начинается со вступления. В нем в сжатой форме отражена суть материала, изложенного в основной части параграфа. Это минимум, который необходимо выучить и запомнить. Но для того, чтобы хорошо разобраться и понять, необходимо детально изучить материал второго уровня. Третий уровень (он выделен мелким шрифтом) позволит вам узнать дополнительные подробности, расширяющие ваш кругозор.

Биология, как и любая другая наука, обладает своим языком, своей терминологией. В основном эти термины пришли из латинского и греческого языка. Мы постарались дать их перевод. Впервые вводимые термины и понятия выделены жирным шрифтом. Их необходимо выучить.

В конце каждого параграфа есть несколько вопросов и иногда задачи. Если вы смогли ответить на эти вопросы и решить задачи, значит, вы разобрались в материале.

В третьем разделе, заключающем учебник, приведены примеры применения биологических знаний в практической деятельности человека. Этот раздел - прекрасная возможность повторить материал предыдущих параграфов. Вернитесь к ним, и мы уверены что то, что казалось непонятным в начале курса, станет ясным и доступным.

Желаем вам успехов в освоении сложной, но очень интересной дисциплины - биологии!

## Раздел 1. УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

В курсе общей биологии (греч. bios - жизнь и logos - учение) мы знакомимся с общими закономерностями организации и развития жизни.

На нашей планете жизнь существует в виде систем разных уровней сложности. Принято выделять клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический и биосферный уровни. (Иногда между клеточным и организменным уровнями выделяют еще тканевый и органный уровни.)

На каждом уровне живые системы способны к взаимодействию с окружающей средой, из которой они получают вещества и энергию, и затем тратят их на рост или поддержание своей структуры и самовоспроизведение.

### Глава I. Клеточный уровень организации жизни

Клетки являются элементарными живыми системами. В них сосредоточена информация о синтезе веществ, определяющих специфику проявлений жизни и обеспечивающих функционирование систем всех уровней. Способность клеток к делению лежит в основе воспроизводства живых систем.

#### § 1. Клеточная теория

**Клеточная теория**, зародившаяся в XIX столетии, является одной из важнейших основ биологии. Она обобщает данные по строению клеток, их функционированию и размножению. В настоящее время основные положения клеточной теории выглядят следующим образом.

- Клетка - это основная структурная и функциональная единица живого. Ей присущи все характерные черты живой системы. Она питается, растет, двигается, размножается, реагирует на внешние и внутренние сигналы, взаимодействует с другими клетками.
- Все живые организмы состоят из одной или многих клеток. Клетки разных организмов имеют общий план строения.
- Все биохимические процессы, связанные с получением и использованием вещества и энергии, происходят внутри клетки.
- В клетке хранится и реализуется информация о строении и функциях как отдельной клетки, так и целого организма.
- Новые клетки образуются только в результате деления материнской клетки. При этом происходит передача наследственной информации от материнской клетки дочерним клеткам.

Представление о том, что все живые организмы состоят из клеток, возникло не сразу, а сложилось в результате многочисленных исследований.

Мир клеток оставался неизвестным до тех пор, пока люди не создали **микроскопы**. Первый микроскоп был изобретен еще в XVI веке. Благодаря

двум соединенным линзам можно было увидеть увеличенное изображение предметов. Это позволило взглянуть на мир "другими глазами".

Английский ученый Роберт Гук - выдающийся представитель своего времени, был биологом, метеорологом, архитектором, физиком и инженером. Он много времени проводил, создавая и совершенствуя микроскопы. В 1665 году Р. Гук в микроскоп, который он сам создал, впервые наблюдал срез пробковой ткани дерева (рис.1 - 1).

То, что он увидел, он описал как "...поры, или ячейки...", или "клетки". Термин "клетка" с тех пор используется в науке, хотя на самом деле Р. Гук видел не сами клетки, а лишь их оболочки. На срезах тканей различных других видов растений он тоже наблюдал клетки, вернее их оболочки. Все увиденное Р. Гук зарисовывал и позже издал альбом своих рисунков. Он полагал, что внутри клеток ничего нет, а главную роль играют **клеточные оболочки, стенки**.

Голландец Антони ван Левенгук, современник Р. Гука, тоже создавал микроскопы. С помощью микроскопа, в котором изображение увеличивалось в 270 раз, он первым сумел разглядеть бактерии и клетки животных (эритроциты, сперматозоиды). В 1676 году А. Левенгук описал бактерии и сделал очень точные рисунки увиденного. Многие из этих бактерий узнаются учеными даже сейчас, так детально они зарисованы.

В течение следующих полутора столетий продолжались работы по наблюдению и описанию различных клеток, в основном растительных, хотя некоторые исследователи описывали клетки животных. Но все эти работы не давали ответа на вопросы о том, что же такое клетка, как она устроена, есть ли что-то общее между клетками, как образуются новые клетки.

В начале XIX века, когда появилась возможность улучшить качества микроскопов, в изучении клеток начался другой этап. Было получено много новых фактов, которые позволили по-другому взглянуть на клетку. Именно в этом веке стали формироваться принципиально новые представления о клетках. Оказалось, что внутри они не пустые, как раньше считали, а имеют внутреннее содержимое, которое играет важнейшую роль в их жизни. Это внутреннее содержимое клеток называли **протоплазмой** (греч. protos - первый, plasma - вылепленный оформленный). В 30-х годах XIX века английский исследователь Роберт Браун открыл **ядро** в протоплазме растительных клеток. Позднее ядра были обнаружены и в других клетках.

В 1838 году немецкий ботаник Маттиас Шлейден, рассматривая вопрос о происхождении клеток растений, предположил, что новые клетки самозарождаются в старой клетке путем конденсации. Эта идея оказалась ошибочной. Однако она вызвала интерес к происхождению тканей животных немецкого ученого Теодора Шванна, который занимался физиологией животных. Он обнаружил, что все ткани возникают из клеток, и все клетки, даже совсем непохожие друг на друга, имеют общую структуру - ядро. Т.Шванн обобщил полученные к тому времени многочисленные данные по растительным и животным клеткам. В 1839 годах он положил начало созданию клеточной теории. Основным положением клеточной теории было то, что организмы растений и животных состоят из клеток - основных структурных единиц всего живого, и все клетки устроены сходным образом. В 1855 году Рудольф Вирхов - немецкий врач-патолог - показал, что новые клетки образуются в результате деления старых клеток.

Наука, занимающаяся изучением клеток, их структуры и функций, называется **цитологией** (греч. kytos - полость).

Основным инструментом изучения клеток долгое время оставался **световой микроскоп** (рис.1 - 2). Естественно, что с помощью только светового микроскопа невозможно было бы узнать все то, что мы сейчас знаем о клетке. Дело в том, что у светового микроскопа существует предел разрешающей способности. И это обусловлено объективными причинами.

**Разрешающая способность** - это минимальное расстояние, при котором две точки различимы друг от друга, а не сливаются в одну. Максимальная разрешающая способность светового микроскопа составляет 200 нм (1 нанометр =  $10^{-9}$  м). В таблице приведены размеры некоторых объектов.

Объект	Размеры, нм
Некоторые водоросли	до 5000000
Амеба	100000
Клетки животных	10000-50000
Клетки бактерий	100-5000
Вирусы	20-300
Клеточное ядро	5000-10000
Диаметр молекулы гемоглобина	5,5
Диаметр атома углерода	0,3

В тридцатые годы XX столетия изобрели трансмиссионный (просвечивающий) электронный микроскоп (рис. 1 - 2). Принцип устройства электронного микроскопа тот же самый, что и у светового, только вместо видимого света используется пучок электронов. Для фокусировки электронов в этом микроскопе вместо обычной оптики используются так называемые электромагнитные «линзы». Он позволяет наблюдать детали строения, недоступные для наблюдения в световой микроскоп (рис. 1 - 3). Только в электронный микроскоп можно увидеть, что каждая клетка окружена **мембраной**. Ее называют **плазматической**.

Живые клетки нельзя наблюдать в трансмиссионный электронный микроскоп, так как объекты необходимо помещать в вакуум, где из живых клеток испаряется вода, и они погибают. Но в 50-е годы был создан сканирующий электронный микроскоп. В этом микроскопе пучок электронов не проходит сквозь объект, а отражается от него и попадает на экран или фотопластинку. В камере объектов сканирующего электронного микроскопа не нужно поддерживать высокий вакуум, поэтому клетки можно наблюдать

живыми и получать удивительные фотографии, на которых можно рассмотреть мельчайшие подробности строения поверхности любых объектов (рис. 1 - 4).

Световая и электронная микроскопия - основные, но не единственные методы изучения клетки. Большую роль в понимании процессов жизнедеятельности клетки сыграли биохимические методы, в частности, метод **дифференциального центрифугирования**. Суть его заключается в разделении клеточного содержимого по размерам и плотности на отдельные фракции, а затем детальное изучение каждой фракции.

Существующие методы постоянно совершенствуются, кроме того, возникают все новые подходы к изучению клетки. С некоторыми методами мы будем знакомиться по мере необходимости дальше.

## Вопросы

- Перечислите основные положения клеточной теории.
- С какими именами связана история создания клеточной теории?

## § 2. Химический состав клеток

Живые организмы практически не отличаются от окружающей среды по составу химических элементов, но значительно отличаются по их относительному содержанию.

В клетках синтезируются вещества, которых нет в неживой природе. Эти вещества называют органическими. Кроме углерода, водорода и кислорода в них могут входить азот, фосфор, сера и ряд других химических элементов.

Органические вещества составляют до 25% массы живых организмов. Их делят на низко- и высокомолекулярные. Органические вещества с большой молекулярной массой являются **полимерами** (греч. poly - много). Они могут состоять из сотен, тысяч и даже миллионов **мономеров** (греч. monos - один) - сходных по структуре низкомолекулярных соединений.

Большую часть массы живых организмов, обычно более двух третей, составляет вода, которая является растворителем для большинства органических и неорганических веществ. Хорошо растворимые в воде вещества называют **гидрофильными** (греч. hydros - вода, phileo - люблю), а нерастворимые или плохо растворимые вещества - **гидрофобными** (греч. phobos - страх, боязнь).

Если мы сравним содержание химических элементов в живых организмах и в неживой природе, то обнаружим, что оно сильно различается. Так, кремния в почве около 33%, а в растениях - лишь 0,15%, кислорода в почве около 49%, а в растениях - 70% и т.д.

Около 99% веса живых организмов обеспечивают шесть элементов: кислород, углерод, водород, азот, фосфор и сера. Организмы разных видов могут отличаться по их

относительному содержанию (как правило, в пределах нескольких процентов).

В составе живых организмов обнаружено более 80 химических элементов, при этом не найдено каких-либо элементов, характерных только для живых организмов. В отношении 27 элементов (их называют **биогенными**) известно, что они выполняют определенные физиологические функции. Остальные элементы, возможно, попадают в организм с водой, пищей, воздухом и не участвуют в жизнедеятельности.

Содержание некоторых химических элементов, %

Элемент	В живых организмах	В земной коре	В морской воде
Кислород	65-75	49,2	85,8
Углерод	15-18	0,4	0,0035
Водород	8-10	1,0	10,67
Азот	1,5-3,0	0,04	0,37
Фосфор	0,20-1,0	0,1	0,003
Сера	0,15-0,2	0,15	0,09
Калий	0,15-0,4	2,35	0,04
Хлор	0,05-0,1	0,2	0,06
Кальций	0,04-2,0	3,25	0,05
Магний	0,02-0,03	2,35	0,14
Натрий	0,02-0,03	2,4	1,14
Железо	0,01-0,015	4,2	0,00015
Цинк	0,0003	< 0,01	0,00015
Медь	0,0002	< 0,01	< 0,00001
Йод	0,0001	< 0,01	0,000015
Фтор	0,0001	0,1	2,07

Химические элементы входят в состав тех или иных соединений. Так, высокое содержание кислорода и водорода связано с тем, что основную массу живых организмов составляет вода.

В большинство белков входит сера. Фосфор является составной частью нуклеиновых кислот. Железо участвует в построении молекулы гемоглобина. Магний находится в молекуле растительного пигмента - хлорофилла. Медь обнаружена в некоторых окислительных ферментах. Йод участвует в построении молекулы тироксина (гормона щитовидной железы). Цинк входит в молекулу гормона поджелудочной железы - инсулина; кобальт есть в витамине В<sub>12</sub> и т.д.

Многие организмы интенсивно накапливают определенные элементы. Так, в некоторых водорослях относительно много йода, в лютиках - лития, в ряске - радия, в диатомовых водорослях и злаках находят кремний, в некоторых моллюсках и ракообразных - медь, в организмах позвоночных - железо, в некоторые бактериях - марганец и т.д.

Многие элементы в клетке содержатся в виде ионов ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Cl^-$ ). Среди важных анионов -  $H_2PO_4^-$ ,  $HCO_3^-$ . Имеющиеся в организме нерастворимые соли, например, фосфорнокислый кальций, входят в состав скелетных структур многих животных, обеспечивая прочность этих образований.

Из курса химии вы знаете, что в целом молекула воды электронейтральна. Внутри молекулы электрический заряд распределен неравномерно: в области атомов водорода (точнее протонов) преобладает положительный заряд, в области, где расположен кислород, выше плотность отрицательного заряда. Следовательно, частица воды - это диполь. Наличие дипольных свойств у молекул воды объясняет способность их ориентироваться друг относительно друга с образованием водородных связей между кислородом и водородом соседних молекул (рис. 2 - 1). Поэтому вода имеет высокую теплоемкость и относительно высокую для жидкостей теплопроводность. Эти свойства делают воду идеальной жидкостью для поддержания теплового равновесия клетки и организма в целом.

В электрическом поле молекулы воды обычно ориентированы. Они притягиваются и присоединяются к различным молекулам и участкам молекул, несущим заряд. В результате этого образуются гидраты (рис. 2 - 2).

Благодаря способности образовывать гидраты, вода является универсальным растворителем.

Если энергия притяжения молекул воды к молекулам какого-либо вещества больше, чем энергия притяжения между молекулами воды, то вещество растворяется. Хорошо растворимые (гидрофильные) вещества - это соли, щелочи, кислоты и др., а трудно растворимые или вовсе нерастворимые в воде (гидрофобные) - это жиры, жироподобные вещества, каучук и др.

Большинство реакций, протекающих в клетке, могут идти только в водном растворе. Вода является непосредственным участником многих реакций. Поэтому высокое содержание воды в клетке (более 2/3 массы) - важнейшее условие ее нормальной деятельности.

И, наконец, вода - основное средство передвижения веществ и в клетке и в многоклеточном организме (ток крови и лимфы, восходящие и нисходящие токи растворов по сосудам у растений).

Сухое вещество клетки составляют органические и неорганические соединения. **Органическими** называют вещества, которые находят только в живых организмах и продуктах их

жизнедеятельности. Они представлены низко- и высокомолекулярными соединениями, в состав которых, кроме углерода, водорода, кислорода, могут входить азот и другие элементы. Простейшие органические соединения могут синтезироваться и в неживой природе, например, в вулканах и метеоритах находят некоторые аминокислоты.

### Химические соединения в живых организмах

Тип соединения	Средняя молекулярная масса, единицы атомной массы	Содержание, % на сырую массу
<b>Вода</b>	18	75-85
<b>Другие неорганические вещества</b>	20 - 150	1,0-1,5
<b>Низкомолекулярные органические вещества</b>		
Жиры	350 - 2 500	1-5
Прочие соединения	90 - 2 500	0,1- 0,5
<b>Высокомолекулярные органические соединения</b>		
Белки	10 000 - 1 000 000	10-20
Полисахариды	10 000 - 1 000 000	0,2-2,0
Нуклеиновые кислоты	20 000 - 1 000 000 000	1-2

Особенностью химического состава живых организмов является наличие в них высокомолекулярных органических веществ - **макромолекул** (греч. makros - большой). Это полисахариды (§4), белки (§5) и нуклеиновые кислоты (§7). Соединения этих трех классов являются полимерами, состоящими из многих повторяющихся одинаковых или разных единиц - мономеров.

### Вопросы

- Назовите четыре химических элемента, наиболее представленных в живом организме.
- Какой химический элемент представлен в живом организме наибольшим числом атомов?
- Почему вода является универсальным растворителем и насколько она универсальна?
- Какие вещества называются гидрофильными и какие -

гидрофобными?

- Что такое макромолекула?

### § 3. Липиды

Липиды - органические соединения различной структуры, но с общими свойствами: они нерастворимы в воде, но растворяются в неполярных жидкостях (в эфире, бензине, хлороформе и др.).

Функции липидов также различны. Одни из них являются запасными веществами и используются для получения энергии или воды. Другие выполняют регуляторные функции. Существуют липиды, в молекулах которых наряду с гидрофобными участками, имеются и гидрофильные. В воде такие молекулы образуют агрегаты, в которых гидрофильные участки контактируют с водой, а гидрофобные взаимодействуют друг с другом. Такие липиды входят в состав клеточных мембран (§10).

**Липиды** (греч. *lipos* - жир) можно разделить на две группы: содержащие жирные кислоты и не содержащие их.

**Жирные кислоты** - это углеводородные цепи, несущие на одном из концов карбоксильную группу  $-COOH$ . Обычно они линейны, но у бактерий иногда встречаются разветвленные цепи жирных кислот.

Большинство жирных кислот содержит от 14 до 22 углеродных атомов. Жирные кислоты могут быть насыщенными, т.е. не содержащими двойных связей, и ненасыщенными, содержащими одну или несколько двойных связей.

Из насыщенных жирных кислот чаще всего встречаются пальмитиновая ( $C_{16}$ ) и стеариновая ( $C_{18}$ ), а из ненасыщенных - олеиновая ( $C_{18}$ ). В районе двойной связи углеводная цепочка обычно изгибается (рис. 3 - 1).

Некоторые из ненасыщенных жирных кислот для человека являются **незаменимыми**, т.е. организм человека не может их синтезировать или синтезирует их в небольшом количестве, и поэтому они обязательно должны быть в пище.

**Простагландины**. Из ненасыщенных жирных кислот в клетках человека и других млекопитающих синтезируются регуляторные вещества - простагландины (рис. 3 - 2).

Известно более 40 разновидностей простагландинов, обладающих широким спектром биологической активности: регулируют сокращение гладкой мускулатуры внутренних органов, поддерживают тонус сосудов, регулируют секрецию гормонов, а также функции различных отделов головного мозга, например, центра терморегуляции. Повышение температуры при ряде заболеваний связано с усилением синтеза простагландинов и возбуждением центра терморегуляции. Аспирин (ацетилсалициловая кислота) тормозит синтез простагландинов и таким образом понижает температуру тела.

**Жиры и масла.** Самые распространенные в природе липиды - это сложные эфиры спиртов и высокомолекулярных жирных кислот. Сложным эфиром называют продукт реакции этерификации:

**спирт + кислота = сложный эфир + вода.**

Если спиртом является глицерол и к нему присоединяются три молекулы жирных кислот (обычно все три разные), то возникает триглицерид (триацилглицерол) (рис. 3 - 3).

Свойства триглицеридов определяются составом жирных кислот и их соотношением. Если среди жирных кислот преобладают насыщенные, то такие липиды называют **жирами**. При комнатной температуре они находятся в твердом состоянии. Обычно это триглицериды животного происхождения. Например, говяжье сало содержит пальмитиновую и стеариновую кислоты, которые плавятся соответственно при 64°C и 72°C. Триглицериды растительного происхождения богаты ненасыщенными жирными кислотами. Их называют **маслами**. Высокое содержание ненасыщенных жирных кислот приводит к тому, что масла являются легкоплавкими - жидкими при комнатной температуре. Например, в оливковом масле глицерин связан с остатками олеиновой кислоты, составляющей 79% всех жирных кислот оливок. Олеиновая кислота плавится при 14° С.

Жиры являются своего рода энергетическими консервами. Они накапливаются в живых организмах и, окисляясь, обеспечивают 25-30% всей энергии, необходимой организму. При полном окислении 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии, - ни одно другое вещество при окислении не выделяет такого количества энергии.

Жировыми депо могут быть и капли жира внутри клетки, и жировое тело у насекомых, сальник и подкожная клетчатка, в которых сосредоточены жировые клетки у человека. В клетках и тканях, где происходит накопление жиров, их содержание может достигать почти 90% от сухой массы.

Жиры - это и поставщики так называемой **эндогенной воды**: при окислении 100 г жира выделяется 107 мл воды. За счет такой воды существуют многие животные пустыни, например, тушканчики, верблюды.

Жиры плохо проводят тепло. Они откладываются под кожей, образуя у некоторых животных огромные скопления. Например, у кита слой подкожного жира достигает 1м. Это позволяет теплокровному животному жить в холодных приполярных водах.

Слой жира также защищает нежные органы от ударов и сотрясений. Таково назначение околопочечной капсулы, жировой подушки около глаза.

**Воски.** Сложные эфиры жирных кислот с одноатомными спиртами, имеющими длинную углеводородную цепочку (например, цетиловый спирт  $C_{16}H_{33}OH$ ), называются **восками**. У животных эти липиды выделяются кожными железами и служат смазкой волосяного покрова, придавая ему гидрофобность и защищая от намокания. У многих растений воски покрывают тонким слоем листья, семена и плоды, не давая им намокать во время дождей.

Для многих морских организмов воски служат энергетическим резервом, поскольку эти организмы располагают ферментом, расщепляющим воски на жирные кислоты и спирты.

**Фосфолипиды.** Важную группу липидов составляют фосфолипиды. Самыми распространенными из них являются фосфоглицериды. Это также сложные эфиры глицерина и жирных кислот. От жиров и масел они отличаются тем, что содержат только два остатка жирных кислот и, кроме того, остаток фосфорной кислоты, к которому присоединены **полярные** (водорастворимые) азотсодержащие органические соединения: этаноламин, серин, холин и др. Таким образом, одна часть молекулы у фосфолипидов гидрофобна, а другая - гидрофильна (рис. 3 - 4).

Такие соединения называют **амфипатическими** (греч. amphі - с обеих сторон).

В воде молекулы фосфолипидов собираются в мицеллы и пузырьки таким образом, что полярные головки контактируют с молекулами воды, а гидрофобные хвосты молекул сближаются друг с другом. При высокой концентрации фосфолипидов образуются двуслойные пузырьки (рис. 3 - 5). Именно такие двуслойные агрегаты фосфолипидов составляют основу клеточных мембран. (§10).

Помимо фосфолипидов, в клеточных мембранах имеются и другие липиды, например **гликолипиды** (см. §§ 4, 10).

К липидам по свойствам близки **терпены**. Эти вещества синтезируются в результате полимеризации пятиуглеродного углеводорода - **изопрена** (рис. 3 - 6). Среди них много разнообразных, в том числе и биологически активных соединений. К таким соединениям относятся **стероидные гормоны** (греч. hormao - привожу в движение), которые синтезируются из **холестерола**. Среди стероидных гормонов человека и других животных различают половые гормоны - эстрадиол (женский) и тестостерон (мужской); альдостерон, регулирующий транспорт ионов и воды; кортизол, усиливающий обеспечение клеток энергией в условиях, требующих физического и умственного напряжения.

## Вопросы

- Чем жиры отличаются от масел?
- Что такое амфипатические липиды? Как они взаимодействуют с водой?
- Какие основные функции выполняют липиды?
- Какие липиды являются регуляторными веществами? Приведите примеры.

## § 4 . Углеводы

В этом параграфе мы начинаем знакомство с биологическими полимерами.

Общим свойством всех биополимеров является то, что мономеры в их составе соединены ковалентными связями. Связи образуются в результате реакции конденсации с выделением воды, при этом затрачивается энергия. При расщеплении полимеров на мономеры идет присоединение молекул воды. И такие реакции называют реакциями гидролиза (греч. lysis - расщепление) (рис. 4 - 1).

В одних полимерах периодически повторяются один мономер или группа мономеров. Такие полимеры называют **регулярными**. В образовании других полимеров участвуют разные мономеры. Их чередование в полимере не имеет закономерности, поэтому такие полимеры являются **нерегулярными**. Полимеры могут быть **линейными** и **разветвленными** (рис. 4 - 1).

Кроме того, полимеры могут отличаться и по количеству мономеров. Полимеры, содержащие от двух до десяти или несколько больше мономеров, принято называть **олигомерами** (греч. oligos - немногочисленный).

К углеводам относят органические вещества, в состав которых входят углерод, кислород и водород. Соотношение двух последних элементов, как правило, аналогично соотношению их в молекуле воды, т.е. на два атома водорода приходится один атом кислорода, отсюда и название соединений - углеводы. Общая формула углеводов  $C_n(H_2O)_m$ .

Один из самых распространенных углеводов - моносахарид глюкоза. Она используется в разнообразных синтезах. Из нее клетки большинства организмов получают энергию.

Растения строят из глюкозы прочные волокна целлюлозы, образующей клеточные стенки. Это линейный регулярный полимер. Из глюкозы клетки растений синтезируют крахмал, а клетки животных - гликоген. Оба соединения служат депо глюкозы и используются в случае необходимости. Гликоген и крахмал являются регулярными разветвленными полимерами.

Среди углеводов встречаются также нерегулярные разветвленные полимеры, которые относятся к олигосахаридам и находятся в соединении с липидами или белками.

В животной клетке углеводы находятся в количестве, не превышающем несколько процентов. Растительные клетки гораздо богаче углеводами; их содержание в некоторых случаях достигает

90% сухой массы (например, в клубнях картофеля, семенах злаков и т.п.).

Все углеводы можно разделить на две группы: простые сахара, или **моносахариды**, и полимеры, образованные в результате соединения молекул моносахаридов, - **полисахариды**.

Моносахариды - твердые кристаллические вещества, хорошо растворимые в воде, обычно сладкие на вкус. В зависимости от числа углеродных атомов, входящих в молекулу углевода, различают триозы, тетрозы, пентозы, гексозы и т.д. - моносахариды, имеющие в своем составе соответственно 3, 4, 5, 6 и т.д. атомов углерода.

Один атом углерода в молекуле моносахарида входит в состав альдегидной группы или кетогруппы, остальные обычно соединены с гидроксильной группой. Молекулы моносахаридов с 4 и большим числом углеродных атомов могут находиться как в линейной, так и в кольцевой форме. В кольцевой форме молекулы углеводов могут существовать в виде  $\alpha$ - или  $\beta$ -изомеров.

Триозы в живых организмах играют важную роль, например, глицериновый альдегид и дигидроксиацетон (рис. 4 - 2) как промежуточные продукты расщепления глюкозы. Тетрозы в природе встречаются гораздо реже.

Очень широко представлены пентозы. Эта группа углеводов включает такие важные вещества, как рибоза и дезоксирибоза, входящие в состав нуклеиновых кислот. В дезоксирибозе около одного из атомов углерода отсутствует кислород. Отсюда и название этого углевода (рис. 4 - 3).

Из гексоз наиболее широко распространены глюкоза, фруктоза и галактоза. Они структурные изомеры, их общая формула  $C_6H_{12}O_6$  (рис. 4 - 4).

В свою очередь каждая из них также может существовать в различных изомерных формах (рис. 4 - 4). Что касается оптической пространственной изомерии (D- и L-изомеры), то большинство моносахаридов, в первую очередь глюкоза, в живых организмах присутствуют в виде D-изомеров (рис. 4 - 5).

**Глюкоза**, или виноградный сахар, в свободном состоянии встречается как в растениях, так и в животных организмах. Она входит в состав важнейших олиго- и полисахаридов. Глюкоза - первичный и главный энергетический материал для клеток животных. Она обязательно находится в крови. Снижение ее количества влечет за собой немедленное нарушение жизнедеятельности нервных клеток, нередко сопровождаемое судорогами и даже обморочным состоянием. Уровень содержания глюкозы в крови регулируется сложными гормональными механизмами.

**Фруктоза**, так же как глюкоза, широко распространена в природе. В свободном виде она встречается в большом количестве в

плодах, поэтому ее часто называют плодовым сахаром. Много фруктозы в меде и сахарной свекле. Путь распада фруктозы в организме короче, чем глюкозы. Это имеет важное значение для питания больных сахарным диабетом, когда глюкоза очень плохо усваивается организмом.

**Галактоза** входит в состав лактозы - молочного сахара, а также некоторых олиго- и полисахаридов.

Из олигосахаридов нас особенно интересуют дисахариды. К ним относятся сахароза, лактоза и мальтоза с общей формулой  $C_{12}H_{22}O_{11}$  (рис. 4 - 6).

**Сахароза** состоит из остатков глюкозы и фруктозы. Она очень легко растворима в воде. Сахароза чрезвычайно широко распространена в растениях, клетки которых интенсивно обмениваются ею друг с другом. Она может накапливаться в семенах, ягодах, клубнях и других частях растений. Главные источники получения сахарозы (пищевого сахара) в промышленности - это сахарная свекла и сахарный тростник.

**Лактоза**, или молочный сахар, находится в молоке и служит основным источником энергии для детенышей млекопитающих, в кишечнике она расщепляется на глюкозу и галактозу.

**Мальтоза** состоит из двух молекул глюкозы. Мальтоза является первичным продуктом расщепления крахмала.

Углеводы служат основным источником энергии для живых организмов. Энергия, которая выделяется при полном окислении 1 г углеводов, равна 17,1 кДж. Организмы обладают способностью запасать углеводы в виде полисахаридов: у растений - это **крахмал**, у ряда других организмов - **гликоген**. Их так и называют резервными полисахаридами. По мере необходимости они расщепляются на мономеры, и глюкоза используется для получения энергии или превращается в другие соединения.

Крахмал и гликоген состоят из  $\alpha$ -изомеров глюкозы. Молекулы глюкозы, образуя связь через кислородный мостик между 1-м и 4-м углеродными атомами соседних моносахаридов, формируют длинные цепи из остатков глюкозы. Кроме того, молекулы способны образовать связь между 1-м и 6-м углеродными атомами. В этом случае цепи разветвляются. Если остатки глюкозы соединены с помощью 1,4-гликозидной связи в длинные (1000 и более остатков глюкозы) неразветвленные молекулы, которые сворачиваются в спираль, то такая форма называется **амилозой** (рис. 4 - 7).

Амилоза растворяется в горячей воде и в присутствии йода окрашивается в синий цвет. Если линейные участки длиной 24-30

остатков перемежаются с разветвлениями, то такая форма полисахарида называется **амилопектином**. Молекулы амилопектина не образуют спиральных структур, так как этому мешают ответвления. Амилопектин окрашивается йодом в сине-фиолетовый цвет.

Резервный полисахарид растений, крахмал, на 10-20 % состоит из амилозы и на 80-90% - из амилопектина. Его общая формула  $(C_6H_{10}O_5)_n$ , где  $n$  - количество глюкозных остатков, исчисляемое несколькими тысячами. Крахмал содержится в большом количестве в клубнях картофеля, плодах, семенах. Он находится в клетках в виде слоистых зернышек, нерастворимых в холодной воде. В горячей воде крахмал образует коллоидный раствор, называемый в быту крахмальным клейстером.

Гликоген (рис. 4 - 8) - резервный полисахарид, содержащийся в клетках животных и человека, а также в грибах и в клетках простейших, по структуре подобен амилопектину, но разветвлен сильнее (через 11-18 остатков глюкозы). У млекопитающих он в значительном количестве накапливается в печени, мышцах, сердце и других органах. Гликоген печени является источником глюкозы, поступающей в кровь. При голодании его содержание в печени может уменьшаться в десятки раз.

**Целлюлоза** (клетчатка) - главный компонент клеточных оболочек растений. Например, в волокнах хлопка целлюлоза составляет более 90%. По своей массе она является самым распространенным биополимером на Земле. В ней аккумулировано около 50% всего углерода живого вещества биосферы. Целлюлоза по своей структуре - линейный полимер.

Молекула ее представляет собой неразветвленную вытянутую цепочку из  $\beta$ -изомеров глюкозы длиной приблизительно 10 000 остатков (рис. 4 - 9). Множество таких молекул уложено параллельно и связано в пучки водородными связями. Этим определяется прочность растительных волокон.

Клетчатка нерастворима в воде, она лишь набухает в ней. Только некоторые микроорганизмы способны расщеплять целлюлозу. В клетках животных и растений таких ферментов нет.

Все перечисленные выше полисахариды являются регулярными полимерами. По молекулярной массе их относят к макромолекулам.

К поли- и олигосахаридам относятся также полимеры, в состав которых входят производные моносахаридов: сахарные спирты, сахарные кислоты и т.п. Примером является аналог целлюлозы **хитин**, из которого строятся, клеточные стенки некоторых грибов и наружный скелет насекомых и

ракообразных. В состав мономеров хитина, кроме углерода, кислорода и водорода, входит еще и азот.

**Гепарин** - вещество, препятствующее свертыванию крови, и **гиалуроновая кислота** - важный компонент многих тканей животных, в том числе стекловидного тела глаза и суставов, также содержат производные моносахаридов. Особенностью гепарина и гиалуроновой кислоты является то, что мономерами их цепей являются не моносахариды, как у гликогена и целлюлозы, а дисахариды, вернее их модифицированные производные (рис. 4 - 10). Гепарин и гиалуроновая кислота относятся к регулярным полисахаридам.

Кроме регулярных полисахаридов встречаются нерегулярные. Обычно они состоят из небольшого числа мономеров (часто около десятка), т.е. относятся к олигосахаридам. В них чередуются моносахариды различных типов и их производные (рис. 4 - 11).

Они могут быть как линейными, так и разветвленными. Их мономеры могут соединяться через кислородные мостики с разными молекулами углерода, кроме 1,4- и 1,6-связей, могут возникать связи типа 1,3-, 1,2, 1,1- и т.д. Таким образом, разнообразие нерегулярных полимеров чрезвычайно велико.

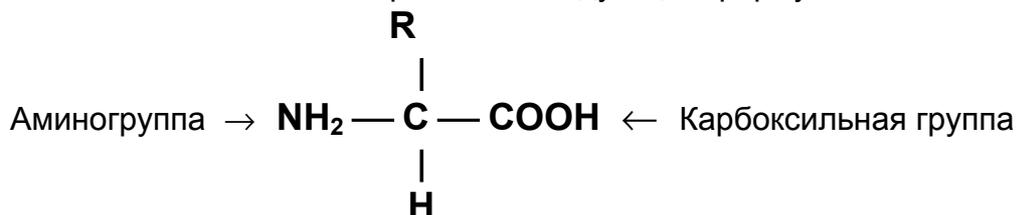
В живых организмах нерегулярные олигосахариды встречаются в комплексе с белками (**гликопротеины**) и липидами (**гликолипиды**). О них мы будем говорить при изучении строения клетки и процессов, происходящих в ней.

## Вопросы

- В каком виде растения и животные запасают глюкозу?
- У какого атома углерода в молекуле дезоксирибозы отсутствует гидроксильная группа, если принцип нумерации такой же, как и у глюкозы?
- Чем целлюлоза отличается от крахмала, а крахмал от гликогена?
- Чем полисахариды отличаются от олигосахаридов?
- Какие мономеры встречаются в составе полисахаридов?
- Общая формула многих углеводов  $C_n(H_2O)_m$ . Почему у моносахаридов  $n$  равно  $m$ , а у полисахаридов - нет?
- Глюкоза и фруктоза соединены в молекуле сахарозы  $1\alpha,2\beta$  - связью. Как называется связь мономеров в молекулах лактозы и мальтозы?
- Чем регулярные биополимеры отличаются от нерегулярных? Разветвленные от линейных? Приведите конкретные примеры.
- Сколько типов димеров можно создать из двух молекул глюкозы, если соединять их с помощью всех возможных связей?
- Какие из сахаров, формулы которых приведены на рисунках, содержат альдегидные группы, а какие - кетогруппы?

## § 5. Белки. Структура

Белки - это нерегулярные линейные полимеры, мономерами которых являются **аминокислоты**. Строение аминокислот, входящих в состав белков, можно изобразить следующей формулой:



В состав большинства белков обычно входят 20 аминокислот, отличающихся своими боковыми группами - **радикалами (R)** (рис. 5-1). Радикалы аминокислот неодинаковы по химической структуре, растворимости в воде и электрическому заряду при физиологических значениях pH (около 7).

Соединяясь друг с другом, аминокислотные остатки образуют длинные полипептидные цепи. Некоторые белки состоят из двух или более полипептидных цепей.

Длина полипептидной цепи, состав входящих в нее аминокислот и их чередование необыкновенно разнообразны.

Полипептидные цепи очень гибкие. В зависимости от последовательности входящих в них аминокислотных остатков и окружающих условий они способны принимать различную форму. В водной среде участки цепи с неполярными радикалами находятся внутри белковой молекулы, в окружении липидов белок принимает форму, при которой внутрь молекулы спрятаны полярные группы.

В состав белков входят аминокислоты в L-форме (рис. 5 - 2).

Строго говоря, в состав белков входят 19 аминокислот и одна - иминокислота (пролин) (рис. 5 - 1). Различают полярные (гидрофильные) и неполярные (гидрофобные) аминокислоты, среди полярных - отрицательно или положительно заряженные и незаряженные.

Являясь амфотерными полиэлектролитами, белки участвуют в поддержании определенного значения pH в клетках. При увеличении концентрации водородных ионов радикалы основных аминокислот присоединяют протоны, а при уменьшении pH происходит диссоциация карбоксильных групп в боковых цепях глутаминовой и аспарагиновой кислот. При pH 7 аминогруппа и карбоксильная группа находятся в ионизированной форме.

Особо следует выделить серусодержащий цистеин, который способен соединяться с другим остатком цистеина с образованием дисульфидного мостика.

В клетке находятся свободные аминокислоты, составляющие аминокислотный фонд: за счет него происходит синтез новых молекул белков. Этот фонд пополняется вновь синтезируемыми аминокислотами или молекулами, поступающими в клетку в результате расщепления пищеварительными ферментами белков пищи или собственных запасных белков. Растения синтезируют все

нужные им аминокислоты. Для животных некоторые аминокислоты являются незаменимыми.

Незаменимые аминокислоты для человека - это валин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин.

Соединение аминокислот происходит через общие для них группировки: аминогруппа одной из них соединяется с карбоксильной группой другой, при этом выделяется молекула воды. Образовавшаяся ковалентная связь называется **пептидной** (рис. 5 - 3). В результате формируется длинная неразветвленная цепь, называемая основной цепью белковой молекулы, в которой к каждому атому углерода, находящемуся между **N-H-** и **C=O-** группами, присоединены радикалы. Соединение из нескольких аминокислот, точнее аминокислотных остатков, называют олиго- или полипептидом, в зависимости от числа аминокислотных остатков.

Началом полипептида является аминокислотный остаток со свободной **NH<sub>2</sub>-**группой (N-конец). На другом конце полипептида находится свободная **COOH-** группа (C-конец).

Белки отличаются друг от друга не только числом мономерных звеньев и набором аминокислот, но и последовательностью их расположения в полипептидных цепях - **первичной структурой**. Разнообразие вариантов первичной структуры белков огромно. Трипептиды, состоящие всего из трех разных аминокислот, могут иметь 6 различных вариантов ( $3! = 6$ ) (рис. 5 - 4). Число вариантов первичной структуры короткого полипептида из 20 разных аминокислот составляет  $20! \sim 2^{18}$ .

В состав большинства белков входит 300-500 аминокислотных остатков, но есть и более крупные белки, состоящие из 1500 и более мономеров. Разные белки могут содержать различный набор аминокислот. Например, такие белки, как казеин молока, альбумин яйца, миозин мышц, содержат набор всех 20 аминокислот, в белке-ферменте рибонуклеазе их 19, а в сальмине - белке молок рыб, всего 7. Соотношение разных аминокислот в белках также неодинаково.

От соотношения полярных и неполярных радикалов аминокислотных остатков в составе полипептида зависит его растворимость в водном растворе. Количество заряженных R-групп и концевые **NH<sub>2</sub>-** и **COOH-** группы определяют кислотно-основные свойства полипептида. Этим пользуются при разделении белков в электрическом поле - **электрофорезе** (см. §7).

Связи между атомом углерода, несущим радикал, и соседними атомами в основной цепи полипептида обладают некоторой подвижностью, поэтому и в целом полипептидная цепь оказывается достаточно гибкой и может принимать в пространстве различные формы, описываемые как вторичная и третичная структуры.

Под **вторичной структурой** белка понимают положение в пространстве основной цепи полипептида. Если основная цепь

образует регулярные структуры, стабилизированные водородными связями между кислородом  $C=O$ -группы одного аминокислотного остатка и водородом  $N-H$ -группы другого аминокислотного остатка, то говорят об  $\alpha$ -спирали или  $\beta$ -слое.

Модели  $\alpha$ -спирали и  $\beta$ -складчатого слоя предложены в 1951 г. Лайнусом Полингом и Робертом Кори. В одном витке регулярной  $\alpha$ -спирали уместится 3,6 аминокислотных остатка. Диаметр цилиндра, на который "намотана" основная цепь полипептида, около 1 нм.  $N-H$ -группа  $n$ -го аминокислотного остатка связана водородной связью с  $C=O$ -группой  $(n-4)$ -го остатка (рис.5 - 5).

В отличие от  $\alpha$ -спирали  $\beta$ -складчатые слои имеют плоскую, а не стержневидную форму. Кроме того, они могут быть образованы не одной, а несколькими полипептидными цепями. Взаимная ориентация цепей может быть параллельной и антипараллельной:

Возможность образования  $\alpha$ -спирали или  $\beta$ -складчатой структуры определяется радикалами аминокислотных остатков. Например,  $\alpha$ -спираль нарушается в том месте, где рядом расположено несколько аминокислотных остатков с одноименно заряженными радикалами.

Замечено, что аланин, лейцин и глутаминовая кислота чаще встречаются в составе  $\alpha$ -спиральных участков, а валин, изолейцин и метионин - преимущественно в  $\beta$ -складчатых слоях. В тех местах, где полипептидная цепь переходит от  $\alpha$ -спиральной укладки к  $\beta$ -складчатому слою или делает изгиб при антипараллельной ориентации участков -  $\beta$ -поворот, находят остатки глицина, аспарагина и пролина. При атоме азота в остатке пролина, включенного в полипептидную цепь, нет атома водорода, следовательно, в этом месте не образуется водородная связь с группой  $C=O$  и таким образом нарушается регулярная структура.

Регулярную вторичную структуру на протяжении всей полипептидной цепи имеют очень немногие молекулы. Такие белки имеют вытянутую форму. Их называют **фибриллярными**. В качестве примера можно назвать коллаген - белок, который входит в состав кожи, костей, хрящей и зубов млекопитающих, и белок шелка - фиброин, выделяемый гусеницами шелкопряда.

В составе большинства полипептидов участки регулярной вторичной структуры чередуются с нерегулярными. В таких местах полипептидная цепь обычно изгибается. В результате молекула принимает компактную форму. Такие белки называются **глобулярными**. Способ укладки полипептидной цепи в фибриллу или глобулу, т.е. пространственное расположение полипептида, называется **третичной структурой** (рис. 5 - 6). Третичная структура обусловлена взаимодействиями между радикалами.

Различают 4 типа таких взаимодействий:

1) **Ковалентные связи**. При окислении  $SH$ -групп цистеина двух сближившихся участков одной цепи или разных цепей образуются прочные

дисульфидные мостики (рис. 4 - 7). От количества и расположения дисульфидных мостиков в белке  $\alpha$ -кератине зависит волнистость волос человека, шерсти овец, гибкость перьев птиц, прочность черепашьяго панциря, структура ногтей, чешуи, рогов и копыт.

2) **Ионные взаимодействия** за счет электростатического притяжения между разноименно заряженными боковыми группами. Например, положительно заряженная аминогруппа остатка лизина -  $\text{NH}_3^+$  притягивается отрицательно заряженной карбоксильной группой  $-\text{COO}^-$  остатка глутаминовой или аспарагиновой кислоты.

3) **Водородные связи** образуют, например, гидроксильные группы серина, треонина и тирозина с атомом азота в гистидиновом кольце или с атомом кислорода карбоксильной группы аспарагиновой или глутаминовой кислоты.

4) **Гидрофобные взаимодействия** неполярных **R**-групп аминокислотных остатков. Они наиболее многочисленны, так как любая из гидрофобных боковых групп способна экранировать от контактов с водой подобную ей неполярную **R**-группу. При их сближении структура дополнительно стабилизируется за счет ван-дер-ваальсовых сил притяжения. В результате таких взаимодействий формируется гидрофобное ядро белковой молекулы. Оно окружено слоем гидрофильных аминокислот, создающих полярную оболочку и обеспечивающих растворимость образованных таким образом белковых глобул (рис. 5 - 6).

Белки могут состоять из одной полипептидной цепи или нескольких. Если в состав белка входит несколько полипептидов, то их взаимное расположение в пространстве называется **четвертичной** структурой. Связь между полипептидами в составе молекулы такого белка определяется теми же типами взаимодействий между радикалами аминокислотных остатков, что и при формировании третичной структуры. Полипептидные цепи в белках с четвертичной структурой могут быть как одинаковыми, так и разными. Так, гормон поджелудочной железы - инсулин - состоит из двух различных по длине и первичной структуре полипептидных цепей, соединенных двумя дисульфидными мостиками (рис. 5 - 7). Находящийся в эритроцитах гемоглобин содержит четыре полипептидные цепи (§6).

Для выполнения биологической функции белок должен иметь вполне определенную пространственную **конформацию** - третичную и четвертичную структуру. Под действием различных внешних факторов может произойти изменение относительного расположения в пространстве частей белковой молекулы. В таком случае говорят, что произошла **денатурация** белка (рис. 5 - 8).

Денатурацию могут вызвать самые различные внешние факторы: повышение температуры, действие органических растворителей или концентрированных солевых растворов и т.д. Денатурация может быть необратимой, например, сворачивание

белка куриного яйца при варке. В некоторых случаях устранение денатурирующего фактора приводит к самопроизвольной **ренатурации** белковой молекулы, т.е. к восстановлению ее прежней пространственной структуры и способности выполнять свою функцию.

## Вопросы

- Перечислите химические элементы, входящие в состав белков.
- Сколько аминокислот входит в состав белков?
- Чем отличаются аминокислоты друг от друга?
- Проанализируйте первичную структуру молекулы инсулина. Какие аминокислоты и в каком соотношении входят в нее?
- Что такое пептидная связь?
- Какие типы аминокислот Вы знаете?
- В чем проявляются различия белков по первичной структуре?
- Влияет ли первичная структура белка на вторичную и третичную? Объясните.
- Объясните, что такое регулярный полимер, что такое регулярная вторичная структура белка?
- Какие связи стабилизируют вторичную, третичную и четвертичную структуры белковой молекулы?
- На рис. 5 - 2, найдите гидрофобные аминокислоты; гидрофильные, серусодержащие; положительно заряженные, отрицательно заряженные, ароматические; иминокислоту.

## § 6. Белки. Функции

Разнообразие структуры белков обеспечивает их громадное функциональное богатство. Функциональные свойства белков определяются их способностью менять свою пространственную структуру при взаимодействии друг с другом и с другими молекулами. Живые организмы используют белки в роли переносчиков различных веществ, рецепторов сигналов, в качестве строительных материалов, источников энергии и т.д. Белки называют также протеинами (греч. *protos* - первый, главный). Этим подчеркивают первостепенное значение белков для процессов жизнедеятельности. Позднее мы познакомимся со всем многообразием функций белков.

Одна из важнейших их функций в организме - **ферментативная** (от греч. *fermentum* – брожение, закваска). В каждой живой клетке непрерывно происходят сотни тысяч биохимических реакций. В ходе этих реакций идет распад и окисление поступающих извне питательных веществ. Используется энергия, полученная за счет их окисления, а продукты их расщепления служат для синтеза необходимых в данный момент органических соединений. Если бы мы захотели провести эти реакции вне организма с такой же, как в организме, скоростью, то в

большинстве случаев нам потребовалось бы увеличивать давление, значительно повышать температуру и создавать другие особые условия. Быстрое протекание таких реакций в организме обеспечивают биологические катализаторы, ускорители реакций, - **ферменты**.

Описано более 2000 ферментов, и биохимики продолжают обнаруживать все новые и новые.

Одна молекула фермента способна осуществлять от нескольких тысяч до нескольких миллионов одинаковых операций в минуту. В ходе этих операций ферментный белок обычно не расходуется. Он соединяется с реагирующими веществами, ускоряет их превращения и выходит из реакции неизменным.

Вещество, превращение которого осуществляет фермент, называют **субстратом**. В результате превращения субстрата возникает **продукт реакции**. После ферментативной реакции продукт отсоединяется от молекулы фермента и она становится способной соединиться с новой молекулой субстрата.

Участок фермента, к которому присоединяется субстрат, называется **активным центром**. Активный центр способен взаимодействовать с субстратом благодаря своей определенной пространственной структуре. Один фермент может иметь несколько активных центров.

Соединяясь с субстратом, фермент приобретает такую конформацию, которая обеспечивает оптимальное протекание реакции. Если эта реакция заключается в соединении двух молекул субстрата с образованием нового вещества, то при их взаимодействии с активными центрами они оказываются не только в правильной ориентации, но и на нужном расстоянии друг от друга (рис. 6 - 1).

Для осуществления большинства реакций требуются затраты энергии. В таких случаях фермент имеет еще один дополнительный активный центр, к которому присоединяется молекула, способная обеспечить энергией осуществляемую химическую реакцию. Многие ферменты могут превращать субстрат только в присутствии других веществ, их называют **кофакторами**.

Некоторые кофакторы являются ионами. Только соединяясь с ними, фермент приобретает третичную структуру, необходимую для взаимодействия с субстратом и проведения его превращения. Другие кофакторы являются непосредственными участниками химических превращений. Это - **коферменты** и **протетические группы**. Если молекула кофактора входит в состав фермента и прочно связана с ним ковалентными связями, то ее называют

простетической группой. В качестве примера простетической группы можно назвать **гем**, встречающийся не только в ферментах, но и в белках-переносчиках электронов и кислорода (см. ниже).

В отличие от простетических групп коферменты не образуют ковалентных связей с молекулой фермента, а взаимодействуют с ним и (или) субстратом только во время превращения субстрата. Многие коферменты являются нуклеотидами (см. §7).

Процесс расщепления или синтеза любого вещества в клетке, как правило, разделен на ряд химических операций. Каждую операцию выполняет отдельный фермент. Группы таких ферментов составляют своего рода биохимический конвейер (рис. 6 - 2).

Например, фермент амилаза расщепляет крахмал до мальтозы, которая в свою очередь под действием фермента мальтазы гидролизуетсся с образованием двух молекул глюкозы.

В молекулах большинства ферментов есть участки, которые могут соединяться с конечным продуктом "сходящим" с биохимического полиферментного конвейера. Если такого продукта слишком много, то активность первого фермента в конвейере тормозится им, и, наоборот, если продукта мало, то фермент активируется. Так регулируется множество биохимических процессов. Это пример обратных связей, которые обеспечивают саморегуляцию в клетке и живом организме в целом.

Представление о том, что все ферменты - белки, утвердилось не сразу. Для этого нужно было научиться выделять их в высокоочищенной кристаллической форме. Впервые фермент в такой форме выделил в 1926 г. Джеймс Самнер. Этим ферментом была уреазы, катализирующая расщепление мочевины. Потребовалось еще 10 лет, в течение которых было получено еще несколько ферментов в кристаллической форме, чтобы представление о белковой природе ферментов стало прочно доказанным и получило всеобщее признание.

Каждый фермент обеспечивает одну или несколько реакций одного типа. Например, жиры в пищеварительном тракте (а также внутри клетки) расщепляются специальным ферментом - липазой, который не действует на полисахариды или на белки. В свою очередь фермент, расщепляющий крахмал или гликоген, - амилаза - не действует на жиры.

Для названий большинства ферментов характерен суффикс - **аза**, который чаще всего прибавляют к названию субстрата, с которым взаимодействует фермент. Так, уреазы (лат. *urea* - мочевина) - фермент, катализирующий расщепление мочевины; галактозидаза расщепляет лактозу на галактозу и глюкозу.

Все ферменты условно разделены на шесть групп по характеру реакций, которые они катализируют. Так, реакцию гидролиза, о которой мы говорили в §4, обеспечивают **гидролазы**. **Трансферазы** катализируют перенос химических групп с одной молекулы на другую; **оксидоредуктазы**

осуществляют перенос электронов (при этом происходит окисление одного субстрата и восстановление другого); **лиазы** отщепляют или присоединяют небольшие группы атомов; **лигазы** производят соединение двух молекул или их частей друг с другом, и, наконец, **изомеразы** осуществляют перестройки внутри молекул.

Как уже говорилось выше, большинство функций белков определяется их способностью менять свою конформацию при взаимодействии с другими молекулами. Но, кроме того, белки могут являться **запасными** веществами и использоваться на ранних стадиях развития зародышей, например водорастворимый белок глиадин, содержащийся в зернах пшеницы, или яичный альбумин птиц. Казеин молока является идеальным продуктом питания детенышей млекопитающих. Взрослые организмы расщепляют белки для получения энергии только при недостатке питания, когда истощаются такие источники, как углеводы и жиры.

Одна из самых замечательных особенностей жизни состоит в том, что все живые существа характеризуются общностью строения клеток и происходящих в них процессов. Но они имеют и очень много различий. Это проявляются в первую очередь в своеобразии белков. Каждый вид организмов имеет особый, присущий только ему набор белков, т.е. белки являются основой **видовой специфичности**. Белки, выполняющие одинаковые функции, могут иметь похожую конформацию, тем не менее, их первичная структура при этом отличается (рис. 5 - 7, 6 - 3).

Первичная структура белков мало отличается у видов, связанных родственными отношениями, но у далеких видов эти различия могут быть значительными. Они выражены тем сильнее, чем более далекие виды мы сравниваем. Используя данные об аминокислотных последовательностях того или иного белка, можно построить дерево родственных связей (рис. 6 - 4).

Особи одного вида обычно различаются по некоторым свойствам и признакам: морфологическим, физиологическим, биохимическим. При этом многие белки, выполняя одну и ту же функцию, несколько отличаются по строению у разных представителей одного и того же вида. На Земле нет двух людей, за исключением однояйцевых близнецов, у которых все белки были бы одинаковыми.

Иногда изменения в структуре белка приводят к развитию болезни. Рассмотрим это на примере гемоглобина, содержащегося в эритроцитах (красных кровяных клетках). Он доставляет кислород ко всем клеткам тела, т.е. выполняет **транспортную** функцию. Гемоглобин - это сложный белок с четвертичной структурой. Он состоит из четырех полипептидных цепей и четырех простетических групп гема. Каждый гем представляет собой кольцо из атомов углерода, водорода и азота, называемое порфирином; в его центре

расположен атом двухвалентного железа (рис. 6 - 5). Именно с атомом железа происходит связывание кислорода, который эритроциты разносят по всему организму.

Белковая часть молекулы, называемая глобином, состоит из двух одинаковых  $\alpha$ -цепей (по 141 аминокислотному остатку) и двух одинаковых  $\beta$ -цепей (по 146 остатков). С каждой полипептидной цепью связано по одному гему. Атом железа связан не только с гемом, но и с радикалом гистидина в пептидной цепи. Присоединение кислорода ведет к изменению пространственной структуры гемоглобина.

Пространственная структура гемоглобина была установлена в 1958 г. Максом Перутцем, начавшим рентгеноструктурный анализ этого белка еще студентом в 1936 г. Несмотря на существенные различия в первичной структуре,  $\alpha$ - и  $\beta$ -цепи имеют почти одинаковую пространственную конформацию. Обе они более чем на 70% состоят из  $\alpha$ -спиральных участков почти одинаковой длины. Цепи соединяются за счет гидрофобных взаимодействий (рис. 6 - 5).

Гемоглобины разных видов позвоночных животных имеют очень похожую третичную и четвертичную структуру. Пространственная конформация гемоглобина оптимальным образом обеспечивает выполнение им функции транспорта  $O_2$  к различным тканям организма и конечных продуктов тканевого дыхания  $CO_2$  и  $H^+$  к выделительным органам. Малейшее изменение в структуре белка может фатально сказаться на этой важной функции.

Примером тому служит наследственное заболевание человека - **серповидноклеточная анемия**. Свое название оно получило по форме, которую приобретают эритроциты больных людей при пониженной концентрации кислорода.

Нормальные эритроциты человека имеют вид двояковогнутых дисков. Они живут около 120 дней. У больных эритроциты тоньше, имеют удлиненную, похожую на полумесяц, серповидную форму (рис. 6 - 6). Они хрупки, легко разрушаются, и срок их жизни существенно меньше. Различия эритроцитов больных и здоровых людей определяются изменениями в первичной структуре гемоглобина.

Это выяснил в 1954 г. Вернон Ингрэм. Он показал, что гемоглобины здоровых людей и больных серповидноклеточной анемией отличаются всего одной аминокислотой. В аномальном гемоглобине в  $\beta$ -цепи на 6-м месте от N-конца стоит неполярная аминокислота валин, в то время как в нормальном гемоглобине эту позицию занимает электроотрицательная глутаминовая кислота. При электрофоретическом разделении гемоглобины здоровых людей и больных движутся с разной скоростью (рис. 6 - 7).

Замена двух полярных аминокислотных остатков в белке, состоящем из 574 аминокислот, на две неполярных (по одной замене в каждой  $\beta$ -цепи)

приводит к тому, что при низком парциальном давлении кислорода молекулы гемоглобина больных "слипаются" друг с другом. При этом образуются длинные волокна, которые деформируют эритроцит, придавая ему серповидноклеточную форму. Такие деформированные эритроциты плохо проникают через капилляры и быстрее разрушаются. В результате плохого снабжения клеток кислородом развивается анемия.

Пример с гемоглобином ярко демонстрирует зависимость третичной и четвертичной структуры белка от его первичной структуры, а также определяющее значение пространственной конформации белковой молекулы для выполнения биологической функции. Каким же образом в эритроцитах здорового человека образуются тысячи идентичных молекул гемоглобина без единой ошибки в расположении аминокислот? Почему в эритроцитах больных серповидноклеточной анемией все молекулы гемоглобинов имеют одну и ту же ошибку в одном и том же месте? Ответ на этот вопрос вы получите в параграфах 8 и 15.

## Вопросы

- Какие свойства белковой молекулы определяют ее функциональные особенности?
- Что такое активный центр фермента?
- Какие функции выполняют кофакторы ферментов?
- Могут ли существовать белки с одинаковой третичной структурой, но отличающиеся по первичной последовательности аминокислот? Поясните.
- Как вы думаете, почему во всех приведенных на рис. 6-3 примерах первичной последовательности инсулина в положении 6, 7 и 11 всегда находится цистеин?
- Приведите примеры сочетаний аминокислот, которые, по вашему мнению, не могут встретиться в положении 8-10 в короткой цепи инсулина.
- Как вы думаете, почему запасные белки создаются организмами только для питания зародышей?

## § 7. Нуклеиновые кислоты

**Нуклеиновые** (от лат. nucleus – ядро) кислоты, так же как и белки, - нерегулярные линейные полимеры.

Мономерами нуклеиновых кислот являются **нуклеотиды**. Они получают при неполном гидролизе нуклеиновых кислот. Полный гидролиз приводит к образованию фосфорной кислоты, сахара-пентозы и азотистых оснований. Таким образом, нуклеотид состоит из остатка фосфорной кислоты, моносахарида и азотистого основания (рис. 7 - 1).

Существует два вида нуклеиновых кислот: **рибонуклеиновые (РНК)**, содержащие сахар рибозу, и **дезоксирибонуклеиновые (ДНК)**, в

состав которых входит дезоксирибоза. ДНК и РНК различаются не только по сахарам, но и по набору азотистых оснований, которые являются производными **пурина и пиримидина** (рис. 7 - 2). Пуриновые основания - аденин и гуанин - входят в состав как ДНК, так и РНК. Что касается пиримидиновых оснований, то цитозин содержится в нуклеиновых кислотах обоих типов, тимин - только в ДНК, урацил - только в РНК.

Две полинуклеотидные цепи (или два участка одной цепи) формируют стабильную двуцепочечную структуру, если напротив нуклеотидов одной цепи располагаются строго определенные, способные к точному спариванию нуклеотиды другой цепи. В этом случае говорят, что последовательности нуклеотидов в двух цепях **комплементарны** (от лат. complementum - дополнение) друг другу. РНК обычно находится в виде одной цепи, ДНК - в виде двуцепочечной молекулы.

При образовании нуклеотидов специальные ферменты соединяют с рибозой аденин, гуанин, цитозин и урацил, а с дезоксирибозой - аденин, гуанин, цитозин и тимин.

Нуклеотиды в клетке находятся не только в составе нуклеиновых кислот, но могут быть самостоятельными соединениями с очень важными функциями.

Так, нуклеотиды могут служить переносчиками энергии. Чаще всего в роли такого переносчика выступает **аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)** (аденозин - это аденин плюс рибоза) (рис. 7 - 3) (§ 12). Производные нуклеотидов служат также переносчиками атомов водорода или отдельных химических групп. Они входят в состав многих коферментов (§§6, 11). Такое производное аденина, как циклический аденозинмонофосфат является универсальным сигнальным соединением, регулирующим внутриклеточные процессы (§20).

ДНК и РНК отличаются не только химическим составом, но и длиной полимерной цепи. Молекулы РНК состоят из десятков, сотен или тысяч мономеров, а ДНК могут состоять из миллионов и даже сотен миллионов нуклеотидов. В состав самой длинной молекулы ДНК в клетках человека входит 250 миллионов мономеров. Ее длина больше 8 см. Если мы захотим напечатать последовательность всех нуклеотидов ДНК бактерии *Escherichia coli* (кишечной палочки), то нам потребуется около 700 страниц. Полная последовательность нуклеотидов ДНК одной клетки человека займет более 800 тысяч страниц текста!

Нуклеиновая кислота представляет собой неразветвленную цепь, в которой остатки фосфорной кислоты соединяют третий углеродный атом одной пентозы с пятым атомом другой. В результате на одном конце полинуклеотида находится остаток

фосфорной кислоты, присоединенный к углероду в пятом положении сахара, а на другом - свободная 3'-гидроксильная группа сахара.

Началом цепи принято считать 5'-, а концом - 3'-конец. К каждому сахару цепи присоединены азотистые основания, которые чередуются по длине цепи без какой-либо видимой закономерности. По аналогии с белками можно говорить о том, что нуклеиновые кислоты обладают **первичной структурой**, которая есть не что иное, как последовательность нуклеотидов в полинуклеотидной цепи (рис. 7 - 4).

Пространственная структура была установлена вначале для молекулы ДНК. Молекулы РНК более разнообразны по форме, поэтому их пространственная организация установлена только для некоторых коротких молекул.

Оказалось, что молекула ДНК - это две противоположно направленные полинуклеотидные цепи, спирально закрученные одна относительно другой (рис. 7 - 5, 7 - 6). Азотистые основания лежащих друг напротив друга нуклеотидов соединены водородными связями. С аденином всегда связан тимин, а с гуанином - цитозин (рис. 7 - 5). Если известна последовательность оснований в одной цепи (например, Т-Ц-Г-Ц-А-Т), то благодаря специфичности спаривания (принцип дополнения, т.е. комплементарности) легко определить и последовательность оснований ее партнера - второй цепи (А-Г-Ц-Г-Т-А) (рис. 7 - 6). Урацил образует с аденином две водородные связи, как и тимин. Противлежащие последовательности и соответствующие полинуклеотидные цепи называют комплементарными.

Начало истории открытия структуры ДНК связано с исследованиями американского биохимика Эрвина Чаргаффа. Он количественно проанализировал нуклеотидный состав ДНК и установил, что у всех изученных им видов содержание аденина равно количеству тимина, т.е.  $A = T$ , а количество гуанина всегда равно количеству цитозина, т.е.  $G = C$ . Таким образом, число пуриновых оснований всегда равно числу пиримидиновых оснований. Такие закономерности получили название правил Чаргаффа.

Примерно в то же время физики Морис Уилкинс и Розалинд Франклин, основываясь на данных рентгеноструктурного анализа, установили, что молекулу ДНК образуют две полинуклеотидные цепи, закрученные спиралью. Нуклеотиды расположены в таких нитях друг от друга на расстоянии 0,34 нм, а на один виток спирали их приходится десять. Диаметр такой спирали составляет 2 нм. Из рентгеноструктурных данных, однако, было не ясно, каким образом в молекуле удерживаются две нити ДНК.

Картина полностью прояснилась в 1953 г., когда американский биолог Джеймс Уотсон и английский физик Френсис Крик, суммировав все известные данные о структуре молекулы ДНК, пришли к выводу, что сахарофосфатный остов находится на периферии молекулы ДНК, а пуриновые

и пиримидиновые основания - в середине. Причем они ориентированы таким образом, что между основаниями из противоположных цепей могут образовываться водородные связи. Между аденином и тиминном образуются две водородные связи, а между гуанином и цитозином - три (рис. 7 - 5).

Из построенной ими модели выяснилось, что пурин в одной цепи всегда связан водородными связями с противолежащим пиримидином в другой цепи, и такие пары имеют одинаковый размер по всей длине молекулы. Не менее важно и то, что аденин может спариваться лишь с тиминном, а гуанин только с цитозином (рис. 7 - 6).

Каждая из пар оснований обладает симметрией, позволяющей ей включиться в двойную спираль в двух ориентациях ( $A = T$  и  $T = A$ ;  $G \equiv C$  и  $C \equiv G$ ). В каждой из цепей ДНК основания могут чередоваться всеми возможными способами.

Хотя водородные связи, стабилизирующие пары оснований, относительно слабы, каждая молекула ДНК содержит так много пар, что в физиологических условиях комплементарные цепи никогда спонтанно (самостоятельно) не разделяются. Однако их можно разделить (вызвать денатурацию), если повысить температуру раствора, в котором находится ДНК (рис. 7 - 7). В клетке разделение цепей ДНК осуществляется специальными ферментами.

Полинуклеотидная цепь ДНК может взаимодействовать с молекулой РНК, если она противоположно направлена и содержит комплементарные азотистые основания (рис. 7 - 7). Например, с полидезоксирибонуклеотидом 3'-А-Т-Т-Г-Ц-А-Т-5' будет комплементарно взаимодействовать полирибонуклеотид 5'-У-А-А-Ц-Г-У-А-3', при этом напротив аденина дезоксирибонуклеотидной цепи будет находиться урацил рибонуклеиновой цепочки. Этот процесс называется **гибридизацией** (рис. 7 - 7). Противоположно направленные рибонуклеиновые цепи или отдельные участки молекул РНК также могут комплементарно взаимодействовать друг с другом (рис. 7 - 8).

Двухцепочечные участки полинуклеотидов всегда спирально закручены - это **вторичная структура**.

У всех живущих на Земле организмов ДНК присутствует в виде двухцепочечных молекул, т.е. имеет регулярную вторичную структуру по всей длине молекулы. Известные РНК существуют в виде одной цепи с отдельными спиральными участками по длине молекулы (рис. 7 - 9). Исключение составляют некоторые вирусы животных и бактерий. У них можно встретить одноцепочечные ДНК и двухцепочечные РНК (§9). Все одноцепочечные ДНК кольцевые. Двухцепочечные ДНК встречаются и в кольцевой и в линейной форме. Кольцевые ДНК находятся в клетках бактерий. У

животных, грибов и растений имеются как линейные, так и кольцевые ДНК.

**Третичная структура** установлена для некоторых коротких молекул РНК, так называемых транспортных - тРНК (рис. 7 - 9) (подробнее см. в §16). В ее создании участвуют гидрофобные взаимодействия, так же как и при образовании третичной структуры белков.

## Вопросы

- Какие химические элементы входят в состав нуклеиновых кислот?
- Сколько типов нуклеотидов входит в состав нуклеиновых кислот?
- В какой форме,  $\alpha$ - или  $\beta$ -, входят сахара в состав нуклеиновых кислот?
- Перечислите пары комплементарных азотистых оснований.
- Достройте комплементарные цепочки для последовательности 3'-А-Г-Г-Ц-А-А-Т-Т-5'.
- Для чего в клетке используются нуклеотиды?
- Чем ДНК отличается от РНК? Ответы внесите в таблицу

Признак	РНК	ДНК
Сахар		
Азотистые основания		
Число цепей		
Максимальное число мономеров		

- В левой части рисунка 6 - 6 определите азотистые основания.

## Вопросы к параграфам 2-7

- Чем органические вещества отличаются от неорганических?
- Что такое макромолекулы? Приведите примеры.
- Что такое регулярные и нерегулярные полимеры?
- Какая реакция приводит к синтезу макромолекул?
- Какая реакция приводит к расщеплению биологических полимеров на мономеры?
- Перечислите известные Вам мономеры биологических макромолекул.
- Какие из полимеров являются линейными, а какие

разветвленными?

- На основании выше приведенных вопросов и Ваших ответов составьте таблицу:

	Число мономеров в составе молекул	Количество типов мономеров	Регулярность	Линейность
Полисахариды				
Олигосахариды				
Белки				
РНК				
ДНК				

### §8. Воспроизводство нуклеиновых кислот. Синтез белков. Генетический код

Синтез нерегулярных линейных полимеров - белков и нуклеиновых кислот - происходит **матричным способом**. Только таким образом можно точно воспроизвести последовательность мономеров в полимерной молекуле. При синтезе ДНК матрицами служат каждая из цепей «материнской» молекулы ДНК (рис. 8 - 1). Выбор нужных нуклеотидов для строительства новой цепи осуществляется по принципу их комплементарности. Результатом синтеза являются две двойные "дочерние" спирали, каждая из которых содержит в неизменном виде одну из половин "материнской" ДНК. Вторые цепи "дочерних" молекул синтезируются из нуклеотидов заново по принципу комплементарности к цепям "материнской" ДНК. "Дочерние" ДНК ничем не отличаются друг от друга и от "материнской" двойной спирали (рис. 8 - 2), поэтому синтез ДНК называется **репликацией** (лат. replicatio - повторение).

Матрицей для синтеза РНК служит участок одной из цепей молекулы ДНК, но комплементарная цепь строится не из дезоксирибонуклеотидов, а из рибонуклеотидов. Поэтому процесс синтеза РНК называется **транскрипцией** (лат. transcriptio - переписывание) (рис. 8 - 3).

Третий тип матричного синтеза в живых организмах - это **трансляция** (лат. translatio - передача), синтез белка. Матрицей для него является РНК. Существует несколько видов РНК (подробно см. §16). Та РНК, которая служит матрицей для синтеза белка, так и называется матричная - мРНК или, по-другому, **информационная - иРНК**, т.е. содержащая информацию о последовательности аминокислот в полипептиде.

Существует система перевода информации о последовательности мономеров с языка нуклеотидов на язык аминокислот – **генетический** (от греч. genesis – происхождение) **код**. Перевод информации с языка нуклеотидов на язык аминокислот осуществляет комплекс из 3-4 молекул

РНК и нескольких десятков белков, собранных вместе в сложную надмолекулярную структуру - **рибосому** (рибонуклеиновая кислота и греч. soma - тело) (рис. 8 - 4) (подробно см. §16). Необходимыми участниками процесса трансляции являются транспортные РНК, которые доставляют к рибосомам аминокислоты.

Так как синтез белка идет по матрице РНК, которая в свою очередь синтезируется по матрице ДНК, то мы можем сказать, что информация о последовательности аминокислот в белке закодирована в последовательности нуклеотидов в ДНК или, в сокращенном виде:

ДНК → иРНК → белок

Это выражение получило название центральной догмы молекулярной биологии. В нем отражено направление передачи информации о последовательности аминокислот в белке. Белки, как мы уже говорили, в конечном счете, определяют все свойства живых организмов, их индивидуальную и видовую специфичность. Таким образом, вся информация о живом организме заключена в его ДНК. Эта информация называется генетической. Единицей **генетической** или **наследственной информации** является **ген**, который мы сейчас можем определить как участок ДНК, кодирующий первичную структуру полипептида. Генами называют и участки ДНК, с которых считываются РНК, некодирующие белки (§16).

Мы с вами уже говорили о том, что свойства белковых молекул определяются их первичной структурой (§6). Даже незначительное изменение последовательности аминокислотных остатков в полипептиде может привести к нарушению его функции. Ясно, что в организме существует специальный механизм воспроизводства точных копий сложных молекул, какими являются нерегулярные полимеры: белки и нуклеиновые кислоты.

Впервые мысль о том, что синтез белков должен осуществляться матричным способом, при котором одна молекула биополимера служит основой для воспроизводства другой, высказал в 1927 году выдающийся русский биолог Николай Константинович Кольцов. Это было гениальное предвидение, которое подтвердилось в 50-60-е годы в работах молекулярных биологов.

Сейчас мы знаем, что все макромолекулы – нерегулярные линейные полимеры - белки, РНК и ДНК - синтезируются матричным способом.

Рассмотрим процессы матричных синтезов, начиная с репликации. Возможность точного воспроизводства структуры ДНК заложена в ее свойстве - комплементарности двух ее цепей.

Эту особенность подчеркивали Дж. Уотсон и Ф. Крик в 1953 г. в своей статье о структуре ДНК: "В нашей модели дезоксирибонуклеиновой кислоты имеется, по существу, пара матриц, причем каждая из них комплементарна другой. Мы полагаем, что перед удвоением водородные связи разрываются, и две цепи раскручиваются и расходятся. Затем каждая цепь используется в качестве матрицы для образования на ней новой

комплементарной цепи, так что, в конце концов, у нас будет две пары цепей, тогда как раньше была только одна. Более того, при таком способе репликации последовательность пар оснований будет в точности удвоена". Предположение Дж. Уотсона и Ф. Крика полностью подтвердилось.

Удвоение молекулы ДНК начинается с разрушения водородных связей и расплетания двойной спирали. Затем каждая из двух цепей "материнской" молекулы достраивается комплементарной цепью.

Как вы помните (§7), две комплементарные цепи в молекуле ДНК направлены противоположно друг другу. Ферменты, синтезирующие новые нити ДНК, так называемые ДНК-полимеразы, могут передвигаться вдоль матричных цепей лишь в одном направлении - от 3'-конца к 5'-концу "материнской" цепи. Поэтому в процессе репликации одновременный синтез новых цепей идет антипараллельно. При этом одна цепь растет непрерывно, а вторая строится из коротких фрагментов, которые потом сшиваются специальным ферментом - лигазой (рис. 8 - 5).

Поражает слаженность взаимодействия множества белков, участвующих в процессе репликации. В бактериальной клетке синтез ДНК ведут 15 различных белков. Скорость репликации такова, что за 1 секунду происходит соединение одной ДНК-полимеразой почти тысячи нуклеотидов. Таким образом, молекула ДНК кишечной палочки длиной более чем 4 миллиона пар нуклеотидов удваивается примерно за 40 минут.

У высших организмов молекулы ДНК более длинные. Они связаны с белками в сложные комплексы, поэтому в репликации участвует большее число ферментов и идет она с более низкой скоростью (примерно 50 нуклеотидов в секунду). При такой скорости для удвоения самой длинной молекулы ДНК человека (250 миллионов пар нуклеотидов) потребовалось бы несколько сотен часов. На самом деле такая молекула удваивается за 2-3 часа, так как синтез ДНК начинается сразу во многих местах по длине молекулы. Участок между двумя точками, в которых начинается синтез "дочерних" цепей, называется **репликоном**.

Существует еще один процесс синтеза ДНК по матрице ДНК - **репарация**. Если нарушается одна из цепей ДНК, например, под действием рентгеновского излучения, ультрафиолетового света или химических веществ, то специальные ферменты вначале вырезают поврежденный участок, затем полимеразы застраивают его комплементарными нуклеотидами и в заключение лигазы сшивают новый отрезок цепи с концом старой. Процесс репарации позволяет клеткам сохранять ДНК в неизменном виде.

Принцип комплементарности лежит также в основе транскрипции. Синтез молекулы РНК осуществляет фермент - РНК-полимераза. Используя ДНК как матрицу, РНК-полимераза движется по ней в направлении от 3'-к 5'-концу и строит комплементарную цепь. Скорость транскрипции - примерно 50

нуклеотидов в секунду. Молекулы РНК гораздо короче молекул ДНК (§8), поэтому каждая молекула ДНК служит матрицей для синтеза множества различных РНК.

В природе существуют еще и другие матричные синтезы нуклеиновых кислот: синтез РНК по матрице РНК и синтез ДНК по матрице РНК. Они происходят в клетках при размножении некоторых вирусов и осуществляются специальными ферментами (см. §9).

При трансляции по матрице РНК строится молекула полипептида. Каким же образом происходит перевод информации с "языка" нуклеотидов на "язык" аминокислот? Он осуществляется в два этапа.

На первом этапе специальные ферменты со сложным названием - аминоацил-тРНК-синтетазы - связывают аминокислоты с небольшими молекулами РНК, называемыми транспортными (тРНК) (см. §7). Транспортных РНК в клетках живых организмов несколько десятков типов, незначительно отличающихся друг от друга по своей первичной структуре. Специфичность действия ферментов-синтетаз очень высока, они соединяют каждую аминокислоту только со "своей" тРНК.

На втором этапе происходит взаимодействие участка тРНК с мРНК. Длина участка взаимодействия - три нуклеотида. Если эти три нуклеотида иРНК комплементарны трем соответствующим нуклеотидам тРНК, то аминокислота отсоединяется от тРНК и присоединяется к растущей полипептидной цепочке (подробнее в § 16), т.е. принцип комплементарности нуклеотидов лежит в основе не только синтеза нуклеиновых кислот, но и синтеза полипептидов.

Тройки нуклеотидов иРНК, определяющие, какая аминокислота будет присоединена, назвали **кодонами**. Словарь кодонов получил название **генетического кода** (греч. genetikos - относящийся к рождению). Код, или шифр, - это система символов для перевода одной формы информации в другую. Генетический код - это система записи информации о последовательности расположения аминокислот в белках с помощью последовательности расположения нуклеотидов в информационной РНК.

**Таблица генетического кода**

Аминокислота	Триплет					
	ГЦУ	ГЦЦ	ГЦА	ГЦГ		
Аланин	ГЦУ	ГЦЦ	ГЦА	ГЦГ		
Аргинин	ЦГУ	ЦГЦ	ЦГА	ЦГГ	АГА	АГГ
Аспарагин	ААУ	ААЦ				
Аспарагиновая кислота	ГАУ	ГАЦ				
Валин	ГУУ	ГУЦ	ГУА	ГУГ		
Гистидин	ЦАУ	ЦАЦ				

Глицин	ГГУ	ГГЦ	ГГА	ГГГ		
Глутамин			ЦАА	ЦАГ		
Глутаминовая кислота			ГАА	ГАГ		
Изолейцин	АУУ	АУЦ	АУА			
Лейцин	ЦУУ	ЦУЦ	ЦУА	ЦУГ	УУА	УУГ
Лизин			ААА	ААГ		
Метионин				АУГ		
Пролин	ЦЦУ	ЦЦЦ	ЦЦА	ЦЦГ		
Серин	УЦУ	УЦЦ	УЦА	УЦГ	АГУ	АГЦ
Тирозин	УАУ	УАЦ				
Треонин	АЦУ	АЦЦ	АЦА	АЦГ		
Триптофан				УГГ		
Фенилаланин	УУУ	УУЦ				
Цистеин	УГУ	УГЦ				
Знаки препинания			УАА	УАГ	УГА	

Какими же свойствами обладает генетический код?

Прежде всего, код триплетен. Из 4 нуклеотидов можно создать 64 различные комбинации по 3 нуклеотида в каждой ( $4 \times 4 \times 4 = 64$ ). 61 триплет кодирует 20 аминокислот. Остальные три триплета - УАА, УАГ, УГА - используются как знаки препинания и означают конец синтеза полипептида.

Таким образом, большинство аминокислот шифруется более чем одним кодоном, т.е. код вырожден.

Каждый конкретный нуклеотид входит в состав только одного кодона, т.е. принимает участие в шифровке только одной аминокислоты. Другими словами, кодоны не перекрываются.

Код непрерывен, - между триплетами внутри кодирующей полипептид последовательности нет знаков препинания. Поэтому выпадение или вставка одного нуклеотида сильно меняет смысл прочитанного. Нарушение смысла возникает и при выпадении или вставке двух нуклеотидов. Белок, который будет считываться с такого "испорченного" гена, не будет иметь ничего общего с тем белком, который кодировался нормальной последовательностью. Если же произойдет выпадение или вставка трех нуклеотидов, то в считанной аминокислотной последовательности исчезнет или появится одна аминокислота.

Код универсален. Генетический код един для всех живущих на земле существ. У бактерий и грибов, пшеницы и хлопка, рыб и червей, лягушки и человека одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты.

Скорость трансляции у животных и растений, т.е. скорость движения рибосомы, составляет примерно 2 аминокислоты в секунду. У бактерий она почти в 10 раз выше.

Считывание информации идет таким образом, что первый триплет с 5'-конца молекулы иРНК соответствует первой аминокислоте с N-конца полипептида.

## Вопросы

- Назовите все известные вам виды матричных синтезов.
- Какие молекулы являются матрицами в разных видах синтезов?
- Объясните смысл терминов репликация, транскрипция и трансляция.
- Какая последовательность нуклеотидов будет в цепи РНК, синтезированной на матрице ДНК следующего нуклеотидного состава: **А А Т Г Г Ц А Т Г Г А Т Т Т А** ?
- Пользуясь таблицей генетического кода, определите последовательность аминокислот в полипептиде, синтез которого идет на матрице иРНК со следующей последовательностью нуклеотидов: **3' А А У Г У У У У А А А Ц Ц Г Г Г Ц У А Г 5'**.
- В процессе репликации принимают участие больше десятка ферментов. Как вы думаете, какие функции они выполняют?
- Имеется фрагмент ДНК следующего нуклеотидного состава:  
**3' А Ц Т А А А Т Г Ц Т А А Т Т Ц Г Т А 5'**  
 | | | | | | | | | | | | | | | |  
**5 Т Г А Т Т Т А Ц Г А Т Т А А Г Ц А Т 3**  
 Известно, что в нем закодировано начало полипептидной цепи. Определите, с верхней или нижней цепи ДНК считывается иРНК для этого полипептида.
- Сколько примерно времени требуется для трансляции  $\alpha$ -цепи гемоглобина человека?
- Восстановите нуклеотидную последовательность в иРНК для начала  $\beta$ -цепи гемоглобина здорового человека и больного серповидноклеточной анемией (рис. 6 - 6).
- Восстановите последовательность нуклеотидов в иРНК для участка 8-10 аминокислот в короткой цепи инсулина разных видов животных (рис. 6 - 3).
- Для оценки степени родства организмов разных видов (§6) можно сравнивать не только аминокислотные последовательности в белках, но и последовательности нуклеотидов. Как вы считаете, в каком случае будет наблюдаться большее разнообразие мономеров? Объясните.

## §9. Вирусы

Способность к самовоспроизводству - одно из главных свойств живых систем. Вирусы (лат. *virus* - яд), представляющие собой нуклеиновую кислоту в белковой оболочке, и иногда покрытые мембраной, не способны воспроизводить себя самостоятельно, хотя и содержат информацию о своем строении. Реализация этой информации,

т.е. размножение вирусов, осуществляется только при попадании их нуклеиновой кислоты в клетку. Генетический материал вируса переключает работу клеточных биохимических конвейеров на производство вирусных белков и нуклеиновых кислот. В клетке же происходит сборка из нуклеиновых кислот и белков многочисленных потомков одного попавшего в нее вируса. Таким образом, вирусы являются **облигатными клеточными паразитами** (лат. obligatus - обязательный).

В настоящее время известно свыше 1500 вирусов. Одни из них поражают клетки животных, другие - растительные клетки, третьи бактерии (их называют **бактериофагами** или просто **фагами**). Пораженная клетка называется **клеткой-хозяином**.

Первооткрыватель вирусов - русский биолог Дмитрий Иосифович Ивановский выявил два их основных свойства - они столь малы, что проходят через фильтры, задерживающие бактерии, и их невозможно, в отличие от клеток, выращивать на искусственных питательных средах. Лишь с помощью электронного микроскопа удалось увидеть вирусы (их диаметр от 20 до 300 нм) и оценить многообразие их форм.

Отдельная вирусная частица, или **вирион**, способная инфицировать клетку, содержит нуклеиновую кислоту только одного типа: или ДНК, или РНК. Формы этих молекул разнообразны: это может быть двуцепочечная ДНК в кольцевой или линейной форме, одноцепочечная кольцевая ДНК, одноцепочечная или двуцепочечная РНК. Есть вирусы, содержащие две идентичные одноцепочечные РНК.

Белковый чехол вириона - **капсид** (лат. capsula - ящик) - защищает его генетический материал как от действия нуклеаз, так и от воздействия ультрафиолетового излучения. Капсиды состоят из многократно повторенных полипептидов одного или нескольких типов.

Капсиды большинства вирусов построены по одному из двух типов симметрии: спиральной или кубической.

Вирионы со спиральной симметрией имеют форму продолговатых палочек. В их центральной части находится спирально закрученная нуклеиновая кислота. Капсид состоит из идентичных субъединиц белка, спирально расположенных вдоль молекулы нуклеиновой кислоты. Так устроен первый из открытых вирусов - вирус табачной мозаики. Его длина около 300 нм и диаметр 18 нм (рис. 9 - 1).

Большая часть вирусов, вызывающих инфекции у человека и животных, имеют кубический тип симметрии. Капсид почти всегда имеет форму икосаэдра - правильного двадцатигранника с двенадцатью вершинами и с гранями из равносторонних треугольников. Примером является аденовирус (рис. 9 - 2). Его размер около 90 нм.

Существуют вирусы и с более сложным строением. Некоторые фаги помимо икосаэдрической головки, содержащей генетический материал, имеют полый цилиндрический отросток, окруженный чехлом из

сократительных белков, и заканчивающийся шестиугольной площадкой с шестью короткими выростами и шестью длинными фибриллами - нитями. Такая сложная конструкция обеспечивает впрыскивание генетического материала фага внутрь бактериальной клетки (рис. 9 - 3).

Многие вирусы поверх белкового капсида одеты мембранной оболочкой, которая придает вирусу округлую форму. Кроме белков и гликопротеинов вирусного происхождения она содержит еще и компоненты, позаимствованные из плазматической мембраны клетки-хозяина при отпочковывании вируса. Вирус гриппа - пример вириона, содержащего одноцепочечную РНК в спиральном капсиде и покрытого мембранной оболочкой. Мембранную оболочку имеет также вирус иммунодефицита человека.

Проникновение вируса в клетку начинается с взаимодействия его со специальными рецепторами на клеточной поверхности. Наличие рецепторов объясняет, почему вирусы обладают ткане- и видоспецифичностью. Так, вирус гриппа поражает клетки эпителия верхних дыхательных путей человека, ВИЧ - некоторые клетки иммунной системы и т.д.

Фаговая нуклеиновая кислота обычно “впрыскивается” в клетку бактерии, а белковая оболочка остается на клеточной поверхности. В клетки животных вирус часто проникает в составе пиноцитозных пузырьков или после слияния мембран вируса (если она есть) и клетки. Уже внутри клетки происходит освобождение от капсида. В растительные клетки вирус может проникнуть только через те участки, где повреждена клеточная стенка.

Размножение вирусов включает в себя три процесса: репликацию вирусной нуклеиновой кислоты, синтез вирусных белков и сборку вирионов. У эукариот размножение вирусов может происходить в ядре и (или) в цитоплазме.

Разнообразие видов и форм вирусных нуклеиновых кислот определяет и разнообразие способов их репликации.

Репликация у вирусов с двуцепочечной ДНК (вирус герпеса, вирус оспы) принципиально не отличается от репликации бактериальной или эукариотической ДНК.

В случае одноцепочечной фаговой ДНК ферменты репликации зараженной бактерии вначале синтезируют комплементарную ей цепь, которая служит матрицей для образования большого количества одноцепочечных фаговых ДНК (рис. 9 - 5).

Если генетический материал вируса представлен молекулой РНК, то ее синтез осуществляется ферментом, называемым РНК-зависимой РНК-полимеразой, закодированной в геноме вируса или внесенной в клетку вместе с вирусной РНК.

В случае двуцепочечных РНК вначале вирусная РНК-зависимая РНК-полимераза на одной из цепей синтезирует множество комплементарных РНК,

а затем на них синтезируются цепи, которые остаются соединенными со своими матрицами (рис. 9 - 6).

В случае если РНК одноцепочечная, как у вируса клещевого энцефалита и полиомиелита, многих вирусов растений, в частности, вируса табачной мозаики (ВТМ), то сначала этот фермент строит комплементарную цепь РНК, а затем по ней, как по матрице, синтезирует множество вирусных РНК.

Синтез вирусных белков происходит на рибосомах клетки хозяина по матрице иРНК, которая у ДНК-содержащих вирусов транскрибируется по матрице ДНК.

Вирусы, содержащие одноцепочечную РНК, бывают двух типов. У одних РНК может функционировать как информационная (ее называют “плюс”-цепь). У вирусов другого типа РНК называют “минус”-цепью: она не может транслироваться. Вначале должна синтезироваться комплементарная ей цепь РНК, которая служит матрицей для синтеза белков (рис. 9 - 7). Вирус гриппа является примером такого типа вирусов.

“Плюс”-одноцепочечные молекулы РНК содержат некоторые вирусы животных, которые называют **ретровирусами** (лат. *retro* - возврат назад). Таким вирусом является вирус иммунодефицита человека и некоторые **онкогенные** (греч. *onkos* - опухоль) вирусы, вызывающие развитие опухолей. Из онкогенных вирусов первым был открыт вирус саркомы Рауса (ВСР), вызывающий злокачественные опухоли у кур. Изучение механизма превращения клетки из нормальной в раковую, привело в 1970 г. американских ученых Говарда Темина и Дэвида Балтимора к открытию явления **обратной транскрипции**. ВСР содержит фермент, называемый **обратной транскриптазой**. Она обладает свойствами РНК-зависимой и ДНК-зависимой ДНК-полимеразы. Обратная транскриптаза вначале синтезирует одну цепь ДНК, используя в качестве матрицы молекулу вирусной РНК, а затем вторую, комплементарную цепь ДНК (рис. 9 - 8). В результате образуется двуцепочечная ДНК, которая встраивается в ДНК клетки-хозяина. Такой процесс встраивания в хромосомную ДНК называют **интеграцией**.

Вирусный геном в форме интегрированной ДНК, синтезированной обратной транскриптазой по матрице проникшей в клетку вирусной РНК, называется **провирусом**.

Провирус становится частью генетического материала клетки, реплицируется вместе с клеточной ДНК и при делении передается дочерним клеткам (латентная инфекция). В такой форме провирус может пребывать бесконечно долгое время, переходя от родителей к потомкам через сперматозоиды или яйцеклетки.

Провирус может транскрибироваться вместе с ядерной ДНК, РНК выходит в цитоплазму, где после образования вирусных белков будут собираться вирусные частицы, которые постепенно будут покидать клетку.

Клетки, в хромосомы которых интегрирована ДНК ретровирусов, могут менять свое поведение: часто они начинают бесконтрольно размножаться, не реагируя на внешние сигналы. Канцерогенные, т.е. приводящие к раку факторы, такие как рентгеновские лучи, табачный дым, асбестовая пыль, некоторые продукты переработки нефти, бензол и другие, могут усиливать привнесенные вирусом изменения. Происходит превращение нормальных клеток в раковые (см. § 24).

Сборка вирионов при наличии вирусных нуклеиновых кислот и белков часто происходит спонтанно, иногда в присутствии вспомогательных белков. Если образующиеся вирусы одновременно покидают клетку, то она разрывается и гибнет. Вышедшие из нее вирусы поражают новые клетки. Так развивается **литическая инфекция**.

При вирусной инфекции другого типа, называемой **персистентной** (лат. *persistens* - стойкий), новые вирусы покидают клетку-хозяина постепенно. Клетка продолжает жить, производить новые вирусы, хотя ее функционирование может изменяться иногда очень сильно. Ферменты вирусного происхождения повреждают белки, необходимые для трансляции клеточных РНК, парализуют систему пузырькового транспорта (§17). В конце концов, такая клетка может погибнуть от нарушения клеточных функций. По образному выражению Нобелевского лауреата Питера Медавара (Великобритания) вирусы - "это плохие новости в упаковке из белка". В значительной степени это действительно так: попавшие в клетку вирусные гены - "плохие новости" - приводят к нарушению нормальных процессов в клетке, в ряде случаев к ее гибели, а также к заболеванию всего организма. Недаром вирусы получили свое название от слова "яд".

Некоторые вирусы и фаги не всегда начинают размножаться сразу после проникновения в клетку. В этом случае говорят о **латентном** (скрытом) типе инфекции. Присутствие вируса может не сказываться на функционировании клетки до тех пор, пока при определенных условиях в некоторых из зараженных клеток вирус не начнет размножаться с большой скоростью, и тогда инфекция развивается по литическому или персистентному типу. В качестве примера можно вспомнить вирус герпеса, вызывающего "лихорадку" на губах. Этот вирус живет в нервных клетках, никак не проявляя себя до тех пор, пока переохлаждение организма, облучение ультрафиолетом или другой внешний фактор не вызовет его размножение. Размножаясь, вирус распространяется по клеткам слизистой оболочки и разрушает их, т.е. развивается литическая инфекция.

Клетки позвоночных животных выработали средства защиты от вирусной инфекции - это белки-**интерфероны** (англ. *interfere* - мешать). Они синтезируются и выделяются специальными клетками-продуцентами в ответ на появление вирусов. Затем интерфероны соединяются со специальными рецепторами (§19) на поверхности зараженных клеток и запускают в клетке синтез белков, блокирующих воспроизведение вирусов.

Вирусы могут способствовать изменению генетической информации организмов. При транскрипции вирусной ДНК, интегрированной в ДНК клетки-хозяина, могут транскрибироваться расположенные рядом хозяйские гены и затем включиться в состав образующегося вириона. Заражение другой клетки таким вирионом может привести к тому, что при обратной транскрипции вирусной РНК эти гены могут встроиться в хромосомы другого организма. Таким образом ретровирусы могут переносить гены из одной клетки в другую.

Ретровирусы могут переносить гены между клетками одного организма, между организмами не только одного, но и, возможно, разных видов. Поток генов между далекими видами организмов представляется очень реальным - на это указывает обнаруженное у самых разных животных сходство генов, одновременно входящих в состав ретровирусов. Сегодня ученые рассматривают вирусы не только как возбудителей инфекционных болезней, но и как переносчиков генетической информации между видами.

## Вопросы

- Вопрос о том, являются вирусы живыми существами или нет, является спорным. Как вы считаете, почему?
- Рибосомы и вирусы относят к нуклеопротеидам. Чем, по вашему мнению, они отличаются?
- Где работают и что синтезируют следующие ферменты: ДНК-зависимая РНК-полимераза, РНК-зависимая РНК-полимераза, обратная транскриптаза, ДНК-полимераза?
- Как вы думаете, какой вид инфекции развивается при заражении клетки вирусом гриппа? аденовирусом?
- Предложите схему размножения вирусов, содержащих +РНК.

## § 10. Клеточные мембраны. Про- и эукариоты

Плазматическая мембрана – обязательный компонент каждой клетки. Её основой являются два слоя липидов (§3), в которые встроены белки (рис. 10 - 1).

Некоторые мембранные липиды и белки соединены с нерегулярными олигосахаридами - это гликолипиды и гликопротеины.

Кроме плазматической мембраны клетки могут содержать внутренние мембраны, изолированные друг от друга и от плазматической (рис. 10 - 2). В результате в клетке формируются многочисленные внутриклеточные образования - **органойды клетки** (греч. organon - орган, eidos - вид), или **органеллы**.

Мембрана обладает свойством **избирательной проницаемости** (подробно в §11). Небольшие незаряженные молекулы могут проникать непосредственно через липидный бислой. Другие молекулы проходят через мембрану только в том случае, если для них есть специальные белки-переносчики. В состав мембраны входят белки, выполняющие и ряд других функций. Во-первых, это белки-ферменты, которые катализируют химические реакции, проходящие на поверхности мембраны. Во-вторых, белки, которые принимают сигналы. Среди них можно назвать рецепторы различных гормонов и медиаторов и т.д.

Избирательная проницаемость внутренних мембран обеспечивает различный химический состав и строение клеточных органойдов. Наличие органойдов обеспечивает возможность одновременного протекания огромного количества биохимических процессов, разграниченных в пространстве мембранами. Самый большой из органойдов - **клеточное ядро** - противопоставляют остальной части клетки – **цитоплазме** (греч. kytos –местилище и plasma). В ядре находится основная масса клеточной ДНК, и происходят процессы репликации и транскрипции.

По признаку наличия или отсутствия клеточного ядра все живые организмы можно разделить на две группы - **прокариоты** (греч. pro - до; karion - ядро) и **эукариоты**. (греч. eu - истинный, настоящий) (рис. 10 - 2). К прокариотам, например, относятся бактерии и синезеленые водоросли; к эукариотам - простейшие, одноклеточные и колониальные водоросли, грибы, растения и животные.

Мембраны - это пленки толщиной 5-7 нм, состоящие из липидов и белков.

Относительное количество белков и липидов в составе разных мембран варьирует: иногда преобладают липиды, иногда большую часть массы мембраны составляют белки. В некоторых мембранах белки и липиды содержатся поровну.

Липиды располагаются в два слоя. Гидрофильные "головки" молекул обращены наружу, а гидрофобные "хвосты" - внутрь мембраны (см. §3). Способность липидов в водных растворах самопроизвольно объединяться подобным образом обеспечивает

**замкнутость мембран.** Другими словами, мембраны всегда существуют в виде пузырьков. Если сделать иголкой "дырку" в мембране, то при удалении иголки липиды сомкнутся, т.е. они обеспечивают целостность мембраны.

Белки в составе мембраны могут располагаться по-разному. Некоторые белки проходят через всю толщину мембраны (**трансмембранные белки**). Другие - либо погружаются в слой липидов, взаимодействуя с их гидрофобными хвостами, либо лежат на поверхности мембраны, удерживаемые связями с гидрофильными головами липидов или другими белками мембран (это так называемые **периферические**, или наружные, белки) (рис. 10 - 1).

Очевидно, что та часть белковой молекулы, которая погружена в липидный бислой, является гидрофобной. Таким образом, белки в составе мембраны имеют строго определенную конформацию, которая изменится, если их извлечь из мембраны.

Среди белков, входящих в состав мембраны, есть белки, к которым присоединены многочисленные гетероолигосахариды. Это гликопротеины. Они служат опознавательными знаками на поверхности мембран, так же как и гетероолигосахариды, входящие в состав гликолипидов. Например, олигосахариды на поверхности эритроцитов определяют группы крови человека (рис. 4 - 11; 10 - 3).

Мембраны по своей консистенции похожи на растительное масло. В такой среде (больше жидкой, чем твердой) молекулы могут достаточно свободно перемещаться. Способность молекул в составе мембраны к перемещению получила название **текучести мембран**.

Было показано, что молекулы липидов перемещаются вдоль слоя очень часто. Наоборот, перемещение из одного слоя в другой - редчайшее событие. Поэтому состав липидов в слоях мембраны, как правило, различен.

Что касается белков, то они также могут "плыть" вдоль мембраны, но перемещаться с одной стороны на другую или переворачиваться относительно липидного бислоя они не могут.

Мембраны могут быть и более жидкими (более текучими), и более твердыми (менее текучими). Текучесть мембраны зависит от того, какие липиды входят в состав мембраны и какие жирные кислоты входят в состав липидов (рис. 10 - 4).

При повышении температуры подвижность липидов в бислое увеличивается, связи между молекулами ослабевают, текучесть мембраны увеличивается. При понижении температуры подвижность липидов уменьшается, а их гидрофобные хвосты образуют жесткую структуру, при этом текучесть мембраны уменьшается.

Необходимо, чтобы мембрана обладала определенной степенью текучести, при которой молекулы белков способны менять свою конформацию так, как это нужно для их нормального

функционирования. Чем меньше текучесть мембраны, тем труднее белкам изменять свою форму при химическом взаимодействии, а это может привести к замедлению скорости химической реакции, вплоть до полной ее остановки. Таким образом, функция липидов заключается не только в том, что они поддерживают целостность мембран, но и в регуляции работы встроенных в мембрану белков.

Было показано, что растения и микроорганизмы при изменении внешних условий (например, температуры) меняют соотношение насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в составе фосфолипидов мембран и таким образом регулируют ее текучесть. У животных текучесть мембраны может уменьшать холестерол.

Плазматическая мембрана, или **плазмалемма** (греч. *lemma* - оболочка), и протоплазма - обязательные компоненты всех клеток.

У эукариот протоплазма разграничена внутренними мембранами на полости различной формы - клеточные мембранные органеллы, или органоиды. Некоторые органоиды достаточно велики, и их можно увидеть в световой микроскоп. Самый крупный органоид - клеточное ядро, - где, как мы уже говорили, сосредоточена генетическая информация о строении клетки, происходят процессы репликации и транскрипции. Ядро отделено от цитоплазмы **ядерной оболочкой**, состоящей из двух мембран (см. §17).

В цитоплазме находятся многочисленные органоиды. Они различаются друг от друга по химическому составу, морфологии и выполняют в клетке разные функции, об этом мы будем говорить позже. Пространство между плазматической мембраной и мембранами органоидов получило название **цитозоля**.

Мембраны различных органелл отличаются по составу не только белков, но и липидов.

Прокариотические клетки практически не содержат внутриклеточные мембраны, т.е. химические реакции, происходящие в них, не разобщены в пространстве. Лишь у некоторых видов прокариот имеются впячивания плазматической мембраны, которые можно рассматривать как примитивные органоиды (рис. 10 - 2).

Размеры прокариотических клеток составляют в среднем 0,5 - 5 мкм, размеры эукариотических - в среднем от 10 до 50 мкм. Хотя встречаются клетки длиной несколько сантиметров.

Животных и растения относят к эукариотам. Принцип строения их клеток одинаков, но имеются некоторые отличия в строении: в растительных клетках есть органеллы, которых нет в

животных клетках (и наоборот). Позже мы рассмотрим их подробнее.

## Вопросы

- Каковы свойства мембраны?
- Перечислите отличия прокариотических клеток от клеток эукариот.
- Чем цитозоль отличается от цитоплазмы и от протоплазмы?
- Как вы думаете, почему мембранные белки не могут перемещаться с одной стороны мембраны на другую?
- Почему молекулы холестерина уменьшают текучесть мембран?
- Как вы думаете, почему мембрану, окружающую клетку, назвали плазматической?

## §11. Избирательная проницаемость мембран

Для нормального функционирования клетки нужно, чтобы вещества могли перемещаться из одних клеточных органоидов в другие. Необходимо также, чтобы клетка могла обмениваться веществами со средой. Во всех случаях веществам требуется преодолевать преграду из мембран.

Транспорт веществ через мембрану осуществляется либо путем **диффузии** из области с высокой концентрацией в область с более низкой концентрацией, либо против градиента концентрации. В этом случае требуются большие затраты энергии - это **активный транспорт**, осуществляемый специальными белками.

Через липидный бислой легко диффундируют вода, газы, например, кислород и углекислый газ, небольшие нейтральные и жирорастворимые молекулы. Диффузия более крупных молекул и ионов осуществляется через специальные белковые каналы или с помощью белков-переносчиков.

**Избирательная проницаемость** мембран зависит от того, какие белки-переносчики в нее встроены.

При диффузии транспорт молекул или ионов через мембрану происходит по градиенту в результате теплового движения. Можно считать, что градиент - это направление, в котором изменяются концентрация веществ (градиент концентрации) или заряд веществ (градиент зарядов, или электрический градиент).

Состав липидов с разных сторон мембраны обычно различен. Например, на внутренней, обращенной в цитоплазму, стороне плазматической мембраны (строение плазматической мембраны и транспорт через нее изучены лучше всего) сосредоточены фосфолипиды, полярная группа которых отрицательно заряжена. Поэтому внутренняя сторона мембраны отрицательно

заряжена по отношению к внешней стороне. Электростатические взаимодействия транспортируемых молекул и молекул, находящихся в составе мембраны, затрудняют мембранный транспорт.

Если внутри клетки есть заряженные молекулы, то величина и знак их заряда также влияют на транспорт через мембрану заряженных соединений. Суммарное действие градиента концентрации и электрического градиента называется электрохимическим градиентом и представляет собой реальное направление, в котором осуществляется диффузия.

Из всех соединений вода быстрее всех проникает в клетки, хотя точный механизм ее проникновения до сих пор не установлен.

Диффузию воды через мембрану называют **осмосом** (греч. *osmos* - давление). Любая животная клетка, помещенная в **гипотонический раствор**, где концентрация солей ниже, чем концентрация солей в самой клетке, набухает и даже может разорваться в результате "осмотического шока" (рис. 11 - 1). (**Изотоническим** от греч. *isos* - одинаковый, называется раствор, концентрация солей в котором такая же, как в клетке). Если же, наоборот, животную клетку поместить в **гипертонический раствор**, в котором концентрация солей превышает концентрацию солей в клетке, то клетка начнет сморщиваться из-за того, что вода будет выходить из клетки в раствор и объем цитоплазмы уменьшаться. Этот процесс называется **плазмолизом** (рис. 11 - 1). Плазмолизу подвержены и растительные клетки, но "осмотическому шоку" в этих клетках препятствует жесткая клеточная стенка.

При диффузии транспорт веществ происходит медленно. На скорость диффузии влияет концентрация переносимого вещества: чем она больше, тем скорость выше. Также влияет площадь поверхности мембраны, через которую осуществляется транспорт. Поэтому клетки, функция которых заключается в поглощении или выведении веществ, обязательно имеют плазматическую мембрану с различными складками или микроворсинками. Примером являются эпителиальные клетки кишечника, бронхов, почечных канальцев. Скорость диффузии веществ через их плазматическую мембрану очень высокая.

При **облегченной диффузии**, которая осуществляется через специальные белковые каналы или белками-переносчиками, скорость транспорта веществ значительно увеличивается по сравнению с обычной диффузией.

Кинетика диффузии веществ с помощью переносчиков отличается от кинетики простой диффузии: она зависит не только от концентрации переносимого вещества, но и от количества белков-переносчиков (рис. 11 - 2).

Для каждого соединения существует свой специальный переносчик. Это молекулы белков, встроенных в плазматическую

мембрану. Перенос происходит благодаря конформационным изменениям белка при взаимодействии с молекулой переносимого вещества (рис. 11 - 3). У человека глюкозу с помощью облегченной диффузии поглощают клетки печени, мышечные клетки, эритроциты, жировые клетки. Этому переносу способствует высокая концентрация ионов натрия снаружи клетки.

Специфичность переносчиков часто очень высокая, например, они отличают D-молекулы глюкозы от L-изомеров.

Высокие температуры, некоторые вещества могут сильно повлиять на избирательную проницаемость мембран. Например, высокая температура увеличивая текучесть мембраны, меняет конформацию белков-переносчиков, что приводит к изменению их свойств.

Активный транспорт требует затрат энергии, поскольку происходит против градиента концентрации. Активный перенос веществ осуществляют комплексы специальных трансмембранных белков. Их обычно называют насосами. Работают насосы, используя энергию химических связей молекул АТФ (рис. 11 - 4).

Лучше всего изучен калий-натриевый насос, поддерживающий концентрации ионов натрия и калия в клетке.

Известно, что в цитоплазме живой клетки концентрация  $K^+$  гораздо выше, чем снаружи, и составляет 100-150 ммоль и 5 ммоль соответственно. Концентрация  $Na^+$ , наоборот, в цитоплазме ниже и составляет 10-20 ммоль внутри и 145 ммоль вне клетки. Пока клетка жива, эти различия в концентрации  $K^+$  и  $Na^+$  между клеткой и средой сохраняются.

Ионы калия могут диффундировать по градиенту концентраций из клетки, так же как и ионы натрия - внутрь клетки, причем ионы калия в десятки раз быстрее проникают через мембрану, чем ионы натрия. Это связано с размерами оболочки из молекул воды, которая у ионов калия меньше, чем у ионов натрия.

Насос необходим для того, чтобы перекачивать ионы калия обратно в клетку, а ионы натрия выводить из клетки. Этот насос называется  $K^+ / Na^+$ -насосом. Его работа обеспечивается энергией молекул АТФ. Если разрушить систему синтеза АТФ, то калий-натриевый насос остановится, и концентрации ионов выравняются.

Концентрация  $Na^+$  внутри ядра равна внеклеточной концентрации этих ионов. Показатели рН в ядре и в цитоплазме также различаются между собой. Все это говорит о том, что ядерная оболочка, как и другие мембраны клетки, имеет избирательную проницаемость.

Существуют насосы и для переноса  $H^+$ ,  $Ca^{2+}$ .

До 30% клеточной энергии тратится на поддержание разности концентраций ионов. От нее зависит нормальное функционирование клетки и всего организма.

Перемещение белков и РНК через мембраны из одного клеточного отсека в другой также происходит активно. Энергия тратится не только на транспорт молекул, но и на изменение их конформации.

## Вопросы

- Что такое электрохимический градиент?
- Какие компоненты мембран определяют их избирательную проницаемость?
- Какие вещества транспортируются через мембраны с затратами энергии?
- В каком направлении происходит диффузия ионов калия через плазматическую мембрану, а в каком - активный перенос?
- Разместите в таблице известные вам виды транспорта веществ через мембраны.

	Без затрат энергии	С затратами энергии
Избирательный		
Неизбирательный		

Прокомментируйте полученный результат.

## § 12. Питание и дыхание клетки

Даже если клетка не растет, она должна тратить энергию на поддержание своей структуры. Живые организмы используют два вида энергии: энергию света и энергию химических связей.

Организмы, способные использовать световую энергию, называют **фотосинтезирующими** (греч. photos - свет), или **фототрофными** (греч. trophe - питание), а организмы, которые черпают энергию из химических связей, - **хемотрофными**, или **хемотрофными**. Энергия запасается в высокоэнергетических химических связях молекул аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Процесс окисления органических веществ, при котором выделяется необходимая для синтеза АТФ энергия, может происходить с участием кислорода и без него. Синтез АТФ, при котором клетка нуждается в кислороде, называют **клеточным дыханием**, по аналогии с **клеточным питанием** - процессом поглощения клеткой веществ, необходимых для ее роста и строительства ее компонентов.

Существует способ бескислородного получения энергии при расщеплении глюкозы - **гликолиз**.

В зависимости от того, в каком виде поступают в клетки необходимые для биосинтеза химические элементы, прежде всего углерод, все организмы можно разделить на **автотрофные** (греч. autos - сам) и **гетеротрофные**. Автотрофные организмы используют в качестве источника углерода неорганические соединения ( $\text{CO}_2$ ). Гетеротрофные организмы могут использовать для синтеза собственных

белков, нуклеиновых кислот и других молекул только углерод, полученный из органических веществ.

Расщепление высокомолекулярных органических веществ до простых соединений принято называть **катаболизмом** (греч. *katabole* - разрушение), в противоположность **анаболизму** - процессу синтеза макромолекул (греч. *anabole* - подъем).

Катаболизм и анаболизм вместе составляют клеточный обмен веществ, или **метаболизм** (греч. *metabole* - превращение).

К гетеротрофам относятся все животные и грибы. Для существования им, кроме воды и некоторых минеральных веществ, нужна органическая пища. Углерод, азот, сера, фосфор и многие другие элементы поступают в гетеротрофный организм в составе органических соединений.

Растения являются фотоавтотрофами. Они способны использовать энергию света, а все нужные им элементы получают в виде неорганических веществ: воды, углекислого газа, различных ионов, например,  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ . Фосфор поступает в автотрофный организм в виде  $PO_4^{3-}$  и  $H_2PO_4^-$ , сера в виде  $SO_4^{2-}$ . Другими словами, основные элементы поступают в организм автотрофов в том виде, в каком они находятся в окружающей среде.

Некоторое исключение составляет азот. В окружающей среде элемент находится в основном в виде молекулярного азота -  $N_2$ , а подавляющее большинство организмов способно усваивать его только в виде ионов. Лишь некоторые прокариоты могут поглощать атмосферный азот. Их называют **азотфиксирующими бактериями**.

В клетках азотфиксирующих бактерий молекула азота вначале расщепляется под действием специального фермента нитрогеназы, затем превращается в  $NH_4$ -ион, легко доступный для усвоения. Таким образом, азотфиксирующие бактерии выполняют необыкновенно важную роль в обеспечении живых организмов азотом.

Примерно столько же соединений азота, сколько их образуется в природе, получают в настоящее время промышленным путем и лишь небольшая часть азота, необходимого живым организмам (5-10%), фиксируется за счет ионизирующего излучения.

Следует подчеркнуть, что клетки фотосинтезирующих организмов могут извлекать энергию из химических связей, как и клетки хемосинтезирующих организмов. Другими словами, фототрофным организмам доступны оба вида энергии, тогда как хемотрофным - только один.

Среди простейших и бактерий встречаются и фотоавтотрофы, и хемогетеротрофы. Кроме того, существуют такие прокариоты, которые используют химическую энергию, но способны усваивать углерод из углекислого газа. Встречаются среди них и такие,

которые используют энергию света, но нуждаются в органических соединениях.

Питаясь органической пищей, гетеротрофы в ходе эволюции потеряли способность синтезировать некоторые важные вещества и должны обязательно получать их в готовом виде. К таким веществам относятся некоторые аминокислоты (§5) и ненасыщенные жирные кислоты (§3).

Гетеротрофы обязательно должны получать с пищей предшественники синтеза многих коферментов (§6). Это - **витамины**. Витамином является, например, никотиновая кислота (витамин РР), из которой в гетеротрофном организме синтезируются никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотид-фосфат (НАДФ) (рис. 12 - 1). НАД и НАДФ участвуют в окислительно-восстановительных реакциях, являясь переносчиками протонов и электронов.

В клетках человека никотиновая кислота может синтезироваться из аминокислоты триптофана. Однако сам триптофан является незаменимой кислотой, и так как в белках он встречается достаточно редко, то организм человека нуждается в поступлении никотиновой кислоты.

Универсальным переносчиком энергии в клетке является аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) (рис. 7 - 3). Молекулы АТФ доставляют энергию в те участки клетки, где она используется при синтезе различных соединений, обеспечивает активный транспорт веществ через мембраны и т.д.

Ферменты, работа которых зависит от энергии АТФ, обязательно имеют участок связывания молекулы АТФ, т.е. для таких ферментов АТФ является кофактором (см. §6).

Энергия (примерно 31 кДж на 1 моль) выделяется при гидролизе АТФ под действием специальных ферментов, при этом отщепляется неорганический фосфат и АТФ превращается в аденозиндифосфорную кислоту (АДФ). Химические связи, при гидролизе которых освобождается такое (и бóльшее) количество энергии, принято обозначать знаком ~ и называть **макроэргическими**.



Ф - неорганический фосфат

В АТФ имеются две макроэргические связи (при отщеплении третьей фосфатной группы выделяется около 14 кДж/моль).

Таким образом, АТФ является переносчиком не только энергии, но и фосфатной группы. Возникающий при гидролизе АТФ неорганический фосфат используется в клетке для фосфорилирования белков (присоединения

фосфатной группы к ОН-группе серина, треонина или тирозина). В результате фосфорилирования белки меняют свою конформацию и состояние активности: одни активируются, другие инактивируются.

Молекулы АТФ образуются из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии света или энергии, которая высвобождается при химических реакциях. Для присоединения фосфата необходимо затратить также примерно 31 кДж/моль.

АТФ - самое важное, но не единственное соединение с макроэргическими связями в клетке. Макроэргическими соединениями являются трифосфаты уридина, цитидина и гуанозина и некоторые другие соединения. Они доставляют энергию и фосфат-ион к ферментам, которые имеют участки связывания именно этих соединений.

Хемотрофные организмы используют энергию, которая выделяется при реакциях окисления. Животные, грибы и большинство бактерий извлекают энергию, окисляя органические вещества.

Только некоторые бактерии в качестве источника энергии используют окисление неорганических веществ. Их называют **хемосинтезирующими** бактериями.

Хемосинтез открыл русский микробиолог Сергей Николаевич Виноградский в конце восьмидесятых годов XIX века.

Разные виды бактерий могут окислять разные вещества: соединения железа, сероводород, серу, аммиак, нитриты. Например, железобактерии в присутствии кислорода окисляют  $Fe^{2+}$  до  $Fe^{3+}$ :



Среди хемосинтезирующих бактерий особый интерес представляют бактерии, превращающие аммиак в нитриты:



Это нитрифицирующие бактерии, играющие огромную роль в круговороте азота (см. §40).

Иногда окисление проходит без кислорода. В этом случае акцептором электронов может выступать нитрат, который при этом восстанавливается до азота.

Часть энергии запасается в виде молекул АТФ, другая часть обычно выделяется в виде тепла. Если в процессе окисления принимает участие кислород, то говорят об **аэробном дыхании**. Иногда окисление проходит без участия кислорода, такой процесс называют **анаэробным** (греч. an - отрицательная частица, aeg - воздух и bios - жизнь).

Клеточное дыхание называют внутренним, в противоположность внешнему дыханию, суть которого в газообмене между организмом и средой: поглощение кислорода и выделение углекислого газа.

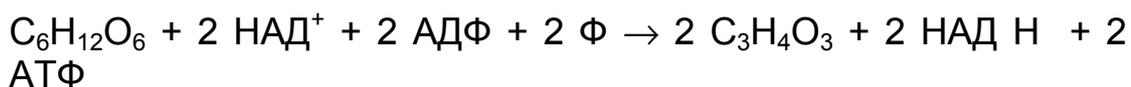
Процесс расщепления органических веществ у гетеротрофов идет в три этапа. Вначале высокомолекулярные соединения, поступившие с пищей, расщепляются на более простые соединения:

белки - на аминокислоты, полисахариды - на моносахара, липиды - на жирные кислоты и глицерол (рис. 12 - 2). Это расщепление происходит или вне клетки (внеклеточное пищеварение) под действием ферментов, выделяемых клеткой в пищеварительный тракт, или в клеточных органоидах - **вторичных лизосомах** (§18).

Далее продукты первичного расщепления поступают в цитозоль, где участвуют в анаболических процессах (синтез белков, пуриновых и пиримидиновых оснований, образование гормонов), или вступают во второй, а затем и в третий этап расщепления.

Второй этап расщепления моносахаров, глицерола происходит в цитозоле, а жирных кислот и некоторых аминокислот - в митохондриях.

На втором этапе выделение энергии идет только при расщеплении моносахаров, а именно глюкозы. Этот процесс носит название гликолиза. В ходе гликолиза глюкоза окисляется до пировиноградной кислоты и выделяется энергия, запасаемая в макроэргических связях АТФ. В краткой форме этот процесс можно записать следующим образом:



Пировиноградная  
кислота

На самом деле - это девять последовательных реакций, в ходе первых из которых на расщепление одной молекулы глюкозы тратится 2 молекулы АТФ, но в последующих реакциях выделяется энергия, достаточная для зарядки 4 молекул АТФ. Продукты превращений глицерола также участвуют в реакциях гликолиза с образованием 2 молекул АТФ.

Реакции расщепления глюкозы не зависят от присутствия кислорода, поэтому этот процесс называют анаэробным гликолизом или анаэробным дыханием.

Дальнейшая судьба пировиноградной кислоты зависит от того, есть в клетке кислород или нет. В присутствии кислорода она переходит в митохондрии и подвергается дальнейшему расщеплению (аэробное дыхание). Если же клетка испытывает дефицит кислорода, то пировиноградная кислота превращается в молочную кислоту или этанол (рис. 12 - 3).

Таким образом, одним из способов получения энергии в клетках является анаэробный гликолиз. Необходимую для него глюкозу организм получает или из богатой полисахаридами пищи, или при расщеплении запасенного гликогена и крахмала (§ 4). Основное количество энергии выделяется на третьем этапе расщепления, который происходит в митохондриях.

## Вопросы

- Какова роль бактерий в круговороте азота?
- Что такое клеточное дыхание?
- Разместите в таблице животных, растения, грибы, синезеленые водоросли, бактерии:

Способ получения энергии	Фотосинтезирующие организмы	Хемосинтезирующие организмы
Тип питания		
Автотрофы		
Гетеротрофы		

- Что такое витамины? Какие витамины вы знаете?
- Что значит незаменимые аминокислоты и жирные кислоты?
- Сопоставьте термины катаболизм, анаболизм, клеточное дыхание, клеточное питание, фотосинтез, хемосинтез (что в них общего, чем они отличаются?)
- Как вы думаете, для чего клеткам АТФ и подобные ей молекулы?
- Может ли гликолиз идти в присутствии кислорода?
- Какие вещества участвуют в окислительно-восстановительных реакциях клетки?

### §13. Аэробное дыхание. Митохондрии

Основную часть энергии эукариотическая клетка получает при полном расщеплении органических веществ до неорганических. Этот процесс идет только в присутствии кислорода. Поэтому его называют **аэробным дыханием** или просто дыханием. Оно происходит в митохондриях - клеточных органеллах, имеющих две мембраны: внешнюю и внутреннюю. Внутренняя мембрана окружает **матрикс** (от лат. mater – основа), именно в нем сосредоточены ферменты, осуществляющие расщепление, в результате которого образуются углекислый газ, протоны и электроны. Электроны поступают в **цепь переноса электронов** - специальный комплекс белков, встроенных во внутреннюю мембрану. Перемещаясь по этой цепи, электроны постепенно теряют энергию и заканчивают свой путь, присоединяясь к молекулярному кислороду. Энергия электронов используется белками цепи переноса электронов для того, чтобы перекачивать протоны через внутреннюю мембрану. В межмембранном пространстве создается высокая концентрация протонов. Протоны по электрохимическому градиенту устремляются через специальный белок-переносчик в матрикс, и при этом производят работу по образованию молекул АТФ. В матриксе протоны встречаются с кислородом и образуются молекулы воды.

Таким образом, в процессе дыхания энергия химических связей органических веществ преобразуется в энергию, запасаемую в виде молекул АТФ. Главную роль в этом преобразовании играет внутренняя мембрана митохондрий.

Митохондрии впервые были обнаружены в клетке в конце XIX века. Их поперечник составляет около 1 мкм, и они видны в световой микроскоп. Их количество, форма и размеры зависят от того, какие функции выполняет клетка. Во многих клетках на митохондрии приходится до 25% клеточного объема.

В разных клетках митохондрии выглядят по-разному: в одних они похожи на нити, в других - на шары или зерна. Поэтому для этой клеточной структуры в 1898 году Карл Бенда придумал название "митохондрия" (греч. *mitos* - нить, *chondrios* - зерно).

Детальное строение митохондрий стало известно при их электронно-микроскопическом изучении. Митохондрии ограничены от цитоплазмы оболочкой, в состав которой входят две мембраны: внешняя и внутренняя (рис. 13 - 1). Расстояние между мембранами - 10-20 нм. Отличаются они друг от друга количественным соотношением белков и липидов, а также химическим составом, что определяет свойства каждой мембраны.

Внешняя мембрана состоит в основном из липидов, среди которых много ненасыщенных, а на белки приходится около 20%. Во внутренней мембране 70-80% всех молекул составляют белки и очень много насыщенных липидов, в том числе специфический фосфолипид - кардиолипин. Через внешнюю мембрану хорошо проникают различные ионы, вода, сахара, а внутренняя мембрана является препятствием для ионов.

Внутренняя мембрана образует многочисленные складки. Их называют **критами** (лат. *crista* - гребень). Кресты могут быть в виде пластинок, трубок, они могут образовываться в поперечном направлении и в продольном, их может быть много и мало. Это зависит от типов клеток, в митохондриях которых эти кресты образуются.

В матриксе митохондрий, помимо большого количества самых разнообразных белков, находятся митохондриальная ДНК, рибосомы, похожие на рибосомы прокариот, и тРНК.

Митохондрии называют полуавтономными органеллами клетки, потому что информация для синтеза некоторых белков их внутренней мембраны содержится в митохондриальной ДНК, и трансляция этих белков осуществляется митохондриальными рибосомами. Основная же часть белков митохондриальных мембран и матрикса кодируется ядерной ДНК и транслируется рибосомами в цитозоле, а затем транспортируется в митохондрии.

Из цитозоля в матрикс митохондрий поступают кислород, АДФ, неорганический фосфат, жирные кислоты, пировиноградная кислота, аминокислоты, а выводятся в цитоплазму молекулы АТФ, углекислый газ, вода.

Ключевым веществом третьего этапа расщепления является **ацетилкофермент А (ацетил-КоА)** (рис. 13- 2).

Кофермент А является переносчиком ацетогруппы и соединен с ней макроэргической связью. Ацетил-КоА образуется в матриксе митохондрий при расщеплении жирных кислот (второй этап катаболизма), при окислении некоторых аминокислот и пировиноградной кислоты



Ацетил-КоА принимает на себя ацетогруппу от поступившей в митохондрию пировиноградной кислоты и переносит ее на щавелевоуксусную кислоту, превращая ее в лимонную кислоту (рис. 13 - 3). Энергия, необходимая для реакции присоединения ацетогруппы, поставляется макроэргической связью ацетил-КоА.

Затем лимонная кислота претерпевает ряд превращений, в результате которых опять образуется щавелевоуксусная кислота, молекулы  $\text{CO}_2$ , атомы водорода и энергия, запасаемая в макроэргической связи гуанозинтрифосфорной кислоты (ГТФ). (энергия этой связи такая как в АТФ). Таким образом, щавелевоуксусная кислота является одновременно и начальным субстратом и конечным продуктом цепи реакций, которые называют **циклом Кребса** в честь изучившего его Ханса Кребса, который получил за это исследование Нобелевскую премию.

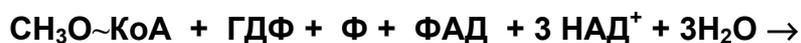
Эту цепь реакций, включающую десять промежуточных этапов, иначе называют **циклом лимонной кислоты** или **циклом трикарбоновых кислот**.

Все ферменты цикла Кребса находятся в матриксе митохондрий.

При прохождении одного цикла, т.е. при расщеплении одной ацетогруппы, образуется две молекулы углекислого газа, одна молекула ГТФ и восемь атомов водорода, которые присоединяются к молекулам-акцепторам.

Кроме знакомых нам молекул НАД, акцепторами двух протонов и двух электронов в цикле Кребса являются молекулы **ФАД - флавинадениндинуклеотида**.

Таким образом, суммарную реакцию можно записать следующим образом:





Образовавшийся углекислый газ диффундирует в цитозоль, а водород подвергается дальнейшим превращениям. Прежде всего, он расщепляется на протон и электрон. Протон остается в матриксе, а электрон поступает на первый элемент цепи переноса электронов, или **дыхательной цепи**, встроенной во внутреннюю мембрану (рис. 13 - 4).

На первом этапе электрон обладает очень большой энергией. Он передается с одного элемента цепи на другой, постепенно теряя запас энергии. В конце пути электрон акцептируется молекулярным кислородом.

Энергия электронов используется для того, чтобы транспортировать протоны через внутреннюю мембрану: из матрикса в межмембранное пространство, где создается их высокая концентрация. Транспорт осуществляют специальные переносчики, которые одновременно являются элементами цепи переноса электронов.

Разница в концентрациях протонов с двух сторон внутренней мембраны достигает одной единицы рН. Вместе с мембранным потенциалом электрохимический протонный градиент достигает величины 220 мВ.

Более чем 15 переносчиков дыхательной цепи сгруппированы в три больших ансамбля: НАД-дегидрогеназный комплекс, комплекс, содержащий цитохромы b и c, и цитохромоксидазный комплекс. Связующим звеном между первым и вторым комплексами является кофермент Q, или убихинон, а между вторым и третьим - цитохром c. Цитохромы содержат простетическую группу - гем, как гемоглобин. В районе ансамблей происходит транспорт протонов из матрикса в межмембранное пространство.

Внутренняя мембрана непроницаема для протонов. Вернуться в матрикс они могут только через специальный белковый комплекс - **АТФ-синтетазу**, устроенный так, что энергию проходящих через него протонов он использует для фосфорилирования АДФ и превращения ее в АТФ (рис. 13 - 4). В матриксе протоны встречаются с кислородом, и образуется вода. Таким образом, окисление водорода сопровождается фосфорилированием АДФ, поэтому этот процесс и получил название **окислительного фосфорилирования**.

АТФ-синтетаза представляет собой сложный комплекс из многих полипептидных цепей, который виден в электронный микроскоп на поверхности внутренней мембраны митохондрий, обращенной в матрикс. Эти выросты получили название **грибовидных**.

Считается, что при прохождении двух электронов через всю дыхательную цепь выделяется энергия, достаточная для зарядки трех молекул АТФ.

Таким образом, оказывается, что окислительное фосфорилирование, сопряженное с циклом Кребса, поставляет клетке основное количество АТФ, гораздо большее, чем анаэробный гликолиз.

Энергия мембранного потенциала не только запасается в виде молекул АТФ, которые уходят в цитозоль, но и используется в самой митохондрии на транспорт АТФ и АДФ, пировиноградной кислоты и неорганического фосфата чрез мембраны, на поступление других веществ в митохондрии.

У прокариот белки цепи электронов и АТФ-синтаза встроены непосредственно в плазматическую мембрану или в ее впячивания (если они имеются). Протоны, образующиеся в окислительных реакциях, концентрируются во внеклеточном пространстве, при их поступлении внутрь клетки происходит зарядка АТФ.

У многих млекопитающих существует специальная жировая ткань - бурый жир, играющая в основном роль терморегулятора, своеобразного биологического "подогревателя". Ее бурый цвет определяется обилием железосодержащих белков, которые находятся в многочисленных митохондриях. Внутренняя мембрана митохондрий в этой ткани содержит специальные белки, через которые протоны перемещаются из межмембранного пространства в матрикс, минуя АТФ-синтазу. Молекулы АТФ не создаются, а энергия протонов выделяется в виде тепла.

Аэробное дыхание - важная, но не единственная функция митохондрий. Ацетил-КоА, образующийся в матриксе митохондрий, необходим для синтеза жирных кислот, стероидных гормонов. Из пировиноградной кислоты и некоторых промежуточных веществ цикла Кребса синтезируются аминокислоты и много других нужных для клетки соединений.

Другими словами, митохондрии выполняют главную роль не только в процессах катаболизма, но и участвуют в синтезе многих важных веществ.

## Вопросы

- Перечислите известные вам вещества, в состав которых входит азотистое основание аденин. Какова функция каждого из этих веществ?
- Какая связь между тремя этапами катаболизма и клеточным дыханием?
- Какие процессы происходят в матриксе митохондрий?
- Какие процессы связаны с внутренней мембраной митохондрий?
- Назовите вещества, которые проникают в матрикс митохондрий из цитозоля, и те, которые выходят из митохондрий.
- Какие молекулы-переносчики веществ и энергии вы знаете?
- Какова величина рН в матриксе митохондрий, если в цитозоле

она составляет около 7?

- В составе какого соединения поступает в организм кислород, который выделяется при дыхании в виде углекислого газа?
- Какую роль играют мембраны в процессах аэробного дыхания?
- О чем свидетельствует присутствие во внутренней мембране митохондрий большого количества насыщенных липидов?

## §14. Фотосинтез

Фотосинтез является основой всей жизни на современной Земле. Во-первых, потому что во время фотосинтеза энергия солнечного света превращается в энергию химических связей органических веществ и становится доступной для дальнейшего использования живыми организмами.

Во-вторых, при фотосинтезе образуется кислород, который необходим для процессов дыхания.

Считается, что не более 1 % солнечной энергии, дошедшей до растений, превращается в энергию химических связей, но этого достаточно, чтобы поддерживать жизнь на нашей планете. По современным оценкам более 220 млрд. тонн органического вещества ежегодно образуется на Земле за счет фотосинтеза.

Фотосинтез у растений связан со специальными клеточными органоидами - **хлоропластами** (греч. khloros - зеленый, plastos - оформленный). Как и митохондрии, они имеют две мембраны. Внутри хлоропласта, в **строме** (греч. stroma - подстилка), находятся плоские мембранные мешочки - **тилакоиды** (греч. thylakos - мешочек) (рис. 14 - 1). В мембраны тилакоидов встроены молекулы **хлорофилла** (греч. khloros и phyllon - лист), способные поглощать световую энергию.

Фотосинтез осуществляется в два этапа. На первом этапе молекулы хлорофилла поглощают кванты света и испускают электроны, которые, перемещаясь по цепи переноса электронов (похожей на цепь переноса электронов митохондрий), отдают энергию для транспорта протонов и последующего образования АТФ. На втором этапе происходит включение неорганического углерода в состав органических соединений, при этом тратится энергия АТФ и расходуются протоны и электроны, образовавшиеся на первом этапе. Первый этап называется **световой стадией**, а второй - **темновой стадией фотосинтеза**.

Побочным продуктом фотосинтеза является молекулярный кислород. Он возникает при расщеплении воды на первых этапах световой стадии.

Хлоропласты самые крупные после ядра органоиды клетки. В клетках их может быть разное число. Больше всего хлоропластов находится в листьях растений.

Размеры хлоропластов составляют 2-4 мкм в ширину и 5-10 мкм в длину. Между двумя мембранами находится межмембранное пространство 20-30 нм шириной.

Тилакоиды, образовавшиеся в результате выпячивания внутренней мембраны, обычно собраны в стопки - **граны**, в которых может быть от нескольких до 50 тилакоидов. В хлоропласте бывает 40-60 гран. Граны соединены мембранами.

Между тилакоидами в стромах находятся разнообразные белки, ДНК, рибосомы, тРНК. Часть белков хлоропластов синтезируется в стромах собственными рибосомами, и информация об их структуре содержится в хлоропластной ДНК.

В стромах обнаруживаются крахмальные зерна и жировые капли.

Хлоропласты - не единственные **пластиды** в клетках растений. Существуют бесцветные - **лейкопласты**, и желто-оранжевые или красные пластиды - **хромопласты**.

Все пластиды образуются из пропластид меристематических клеток и могут превращаться друг в друга. В одной клетке обычно имеются пластиды одного типа.

Лейкопласты в основном находятся в тех частях растений, которые спрятаны от солнечного света: корнях, клубнях, семенах. Они не содержат пигментов. В них накапливаются и хранятся питательные вещества: белки, различные жиры и масла (в орехах, семенах подсолнечника), углеводы.

Если в лейкопластах запасается крахмал, то они называются **амилопластами**.

Хромопласты содержат желтые, оранжевые, красные **пигменты - каротиноиды** - и находятся в плодах и цветах. Хромопласты обычно образуются из хлоропластов, когда разрушаются тилакоиды, исчезает хлорофилл и крахмал.

Пигментами (лат. pigmentum - краска) называют окрашенные вещества, т.е. способные поглощать и отражать свет в видимой части спектра. Например, хлорофилл поглощает красный и синевioletовый свет и отражает зеленый,  $\beta$ -каротин поглощает синевioletовый и отражает оранжевый.

Каротины являются производными терпенов (см. §3). Они находятся не только в хромопластах, но и хлоропластах, где маскируются зелеными пигментами. Каротины вместе с ксантофиллами, своими окисленными производными, участвуют в фотосинтезе как вспомогательные пигменты, а также защищают хлорофилл от окисления кислородом и избытка света.

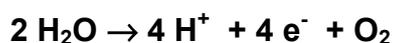
В питании животных  $\beta$ -каротин играет важную роль - при его расщеплении получается витамин А.

Молекулы хлорофилла содержат порфириновое кольцо (§6), похожее на порфириновое кольцо гемов и цитохромов, но в отличие от них несущее атом магния, а не железа. К порфириновому кольцу присоединен длинный углеводный хвост, позволяющий молекуле хлорофилла встраиваться в мембрану (рис. 14 - 2).

Существуют разные формы хлорофилла, отличающиеся боковыми группами и максимумами поглощения света. У высших растений - это хлорофиллы **a** и **b**. У бурых водорослей - хлорофилл **c**. У фотосинтезирующих бактерий - бактериохлорофиллы **a - d**.

В составе тилакоидной мембраны молекулы пигментов собраны в комплексы из несколько сотен молекул. С помощью белков мембран они так ориентированы друг относительно друга, что световая энергия, поглощенная любой из молекул, передается в центр комплекса, где ее собирают "главные" пигменты. Ими являются две формы хлорофилла **a**: P<sub>690</sub> и P<sub>700</sub> (P от pigment, а число означает оптимум длины волны поглощаемого света в нм). Вспомогательными пигментами являются другие формы хлорофилла и каротиноиды. Благодаря таким своеобразным "антеннам" растения могут улавливать и использовать для фотосинтеза даже очень слабый свет.

Световая стадия начинается с поглощения кванта света, которое приводит к возбуждению электрона в молекуле хлорофилла P<sub>690</sub>. Возбужденный электрон покидает хлорофилл и попадает в цепь переноса электронов (рис. 14 - 3). Одновременно происходит ферментативное расщепление воды или **фотолиз**:



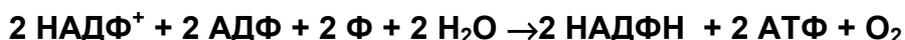
Образовавшиеся при фотолизе электроны занимают в молекулах хлорофилла место электрона, ушедшего по цепи переноса, а молекулярный кислород диффундирует через мембраны хлоропластов. Протоны остаются внутри тилакоида.

Цепь переноса электронов, встроенная в мембрану тилакоида, похожа на ту, что построена во внутренней мембране митохондрий. Она также состоит из отдельных комплексов (рис. 14 - 3). Передаваемый по ней электрон также теряет энергию, которая тратится на то, чтобы перекачивать через мембрану дополнительные протоны из стромы внутрь тилакоида. В результате возникает электрохимический градиент, по которому протоны устремляются в строму через АТФ-синтазу, и происходит образование АТФ.

В митохондриях каждый электрон совершает весь путь по цепи переноса от начала до конца. В хлоропластах энергии поглощенного кванта света не хватает, чтобы электрон мог пройти весь путь. Электрон из P<sub>690</sub>, пройдя часть цепи, занимает место электрона, выбитого квантом света из хлорофилла P<sub>700</sub>. Далее по цепи отправляется электрон, выбитый квантом света из хлорофилла P<sub>700</sub>. Конечным пунктом цепи является НАДФ, который принимает электроны вместе с протонами из стромы, восстанавливаясь до НАДФН.

Комплекс, куда входит хлорофилл P<sub>700</sub>, генерирующий высокоэнергетические электроны, исторически был изучен первым, поэтому его называли **фотосистемой I**. В то время как комплекс, поставляющий электроны в начало цепи переноса электронов и содержащий хлорофилл P<sub>690</sub>, называют **фотосистемой II**.

Итак, световая стадия фотосинтеза осуществляется двумя фотосистемами II и I. Поглощение света молекулами хлорофилла, входящими в эти фотосистемы, приводит к зарядке АТФ и возникновению восстановленных НАДФН. Для образования одной молекулы НАДФН необходима энергия двух квантов света. Побочным продуктом этих реакций является молекулярный кислород:



Кислород при фотосинтезе выделяется только у тех организмов, который используют воду в качестве донора водорода. Сербактерии, например, протоны и электроны получают из сероводорода. Поэтому при фотосинтезе они выделяют серу:



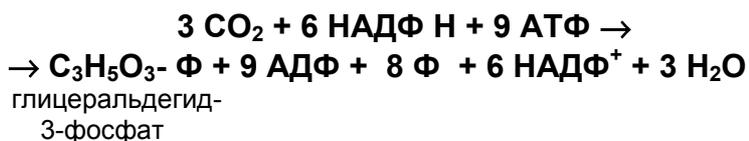
Превращение неорганического углерода в органический осуществляется в строме в результате присоединения молекулы углекислого газа к пятиуглеродному соединению рибулозо-1,5-бисфосфату.

Эту реакцию осуществляет фермент рибулозобисфосфаткарбоксилаза, которая находится в строме хлоропластов. Половина массы белков хлоропластов приходится на этот фермент. Считается, что это самый распространенный на Земле белок.

Молекулы рибулозо-1,5-бисфосфата возникают в результате циклической цепи реакций, которая называется **циклом Кальвина** (рис. 14 - 4).

Мелвин Кальвин - американский биохимик, за изучение этого процесса получил Нобелевскую премию в 1961 г.

При фиксации трех молекул углекислого газа из цикла выходит одна молекула глицеральдегид-3-фосфата. При этом затрачивается энергия девяти молекул АТФ и используется водород, который поставляют шесть молекул НАДФН:



Реакции цикла Кальвина назвали темновой стадией фотосинтеза, потому что они могут происходить как на свету, так и в темноте, если есть запас АТФ и доноров водорода в виде НАДФН.

Часть образовавшегося глицеральдегид-3-фосфата остается в строме, где из него образуются аминокислоты, жирные кислоты, глюкоза и затем крахмал. Другая часть поступает в цитозоль, где синтезируется дисахарид сахароза. Затем сахароза из клеток листьев транспортируется в те части растений, в которых нет фотосинтеза: корни, плоды и др.

Энергия получаемой при фотосинтезе АТФ используется также в хлоропластах для восстановления нитрита до аммиака, который служит источником азота при синтезе нуклеотидов и аминокислот.

У фотосинтезирующих прокариот фотосинтез часто идет во впячиваниях плазматической мембраны.

## Вопросы

- Запишите суммарную реакцию фотосинтеза.
- Если измерить рН в строме, внутри тилакоидов и в межмембранном пространстве, то получатся разные цифры. Как вы думаете, где рН больше, где меньше?
- Где в клетках растений можно наблюдать гранулы крахмала и жировые капли? Почему?
- Какое вещество в клетках животных выполняет функцию, которую у растений выполняет сахароза?
- Из какого соединения возникает кислород, который выделяют растения при фотосинтезе?
- Какие вещества переходят из тилакоида в строму и обратно, из стромы хлоропласта в цитозоль и обратно?
- Нужны ли клеткам листьев растений митохондрии?
- Сравните, какие катаболические и какие анаболические процессы происходят в хлоропластах и митохондриях.
- Как вы думаете, на каких этапах цикла Кальвина образуются молекулы воды?

## § 15. Хранение генетической информации

У про- и эукариот генетическая информация записана в последовательности нуклеотидов молекул ДНК. У прокариот вся ДНК клетки представлена одной кольцевой молекулой (§7). Молекулы ядерной ДНК эукариот линейны, и их количество у разных видов организмов может различаться. Эти молекулы ДНК имеют разные размеры и различную последовательность нуклеотидов, т.е. каждая из них несет свой определенный набор генетической информации. В

клетках человека генетическая программа записана в нуклеотидных последовательностях сорока шести молекул ДНК.

Молекулы ДНК соединены с белками, которые обеспечивают ее компактное и упорядоченное расположение в клетке.

У эукариот комплекс, содержащий одну двуцепочечную молекулу ДНК и огромное количество разнообразных белков, называется **хромосомой**. Хромосомы эукариот находятся в ядре – самом крупном органоиде клетки.

В делящихся клетках хромосомы можно увидеть с помощью светового микроскопа. Отсюда и произошло их название (греч. *chroma* - цвет, *soma* - тело).

У эукариот, как вы помните (§§13, 14), в пластидах и митохондриях находятся молекулы ДНК кольцевой формы. В них содержится информация о синтезе некоторых РНК и белков, которые входят в состав пластид и митохондрий.

Длина молекулы ДНК в клетке такой бактерии, как кишечная палочка, составляет 1,3 мм. С помощью специальных белков она упаковывается в компактный клубок, который называют **нуклеоидом** (лат. *nucleus* - ядро и греч. *eidos* - вид). Он занимает примерно третью часть клеточного объема.

У эукариотических клеток молекулы ДНК еще длиннее. Если извлечь их из ядра клетки человека, растянуть и измерить суммарную длину, то эта длина окажется равной примерно двум метрам. Каким же образом помещаются эти громадные молекулы в ядре, диаметр которого составляет в среднем 5-10 мкм?

Упаковка молекул ДНК обеспечивается специальными белками. Прежде всего, с молекулами ДНК взаимодействуют белки-**гистоны**. Они имеют в своем составе большое количество положительно заряженных остатков аргинина и лизина, что позволяет им прочно связываться с молекулой ДНК, несущей отрицательно заряженные остатки фосфорной кислоты. Комплекс ДНК с гистонами представляет собой нить толщиной примерно в 30 нм. В световой микроскоп такую нить увидеть нельзя.

В эукариотических клетках существует пять типов гистонов.

Четыре типа гистонов, по две молекулы каждого, образуют белковую глобулу, диаметр которой составляет 10 нм. На эту глобулу наматывается определенным образом молекула ДНК. Гистоновая глобула с намотанной ДНК называется **нуклеосомой**. Между нуклеосомами находятся участки свободной молекулы ДНК длиной в несколько десятков пар нуклеотидов. Вся эта структура имеет вид бусинок, нанизанных на нитку, причем бусинки не плотно прилегают друг к другу. Молекулы пятого типа гистонов взаимодействуют с нуклеосомами, сближая их друг с другом, при этом образуется нить толщиной около 30 нм (рис. 15 - 1).

С помощью **негистоновых белков** отдельные участки этой нити скрепляются, образуя петли. Петли могут быть самых разных

размеров. Они могут быть расправленными, а могут сворачиваться в плотную структуру - **хромомер** (греч. chroma и meros - часть) (рис. 15 - 1). Превращение хромомера в петлю происходит в том случае, когда идет транскрипция с данного участка ДНК. Связь ДНК с гистонами не исчезает полностью во время транскрипции и репликации, а только ослабевает настолько, чтобы ДНК стала доступной для работы ферментов.

Диаметр хромомера составляет 100-300 нм. В световой микроскоп хромомеры наблюдаются в ядре в виде отдельных точек.

Комплекс ДНК с гистоновыми и негистоновыми белками называют **хроматином**. Именно в виде нитей диаметром около 30 нм, образующих петли и хромомеры, находится хроматин в ядрах клеток.

Среди негистоновых белков хроматина есть не только белки, участвующие в упаковке, но и ферменты, которые восстанавливают ДНК после повреждений и участвуют в репликации и транскрипции.

По аналогии с цитоплазмой внутреннее содержимое ядра, в котором расположен хроматин, называют **нуклеоплазмой**.

Когда ядро начинает делиться, хроматиновая нить укорачивается в десятки раз по сравнению с неделящейся клеткой и становится видимой в световой микроскоп. Поэтому во время деления хромосомы можно посчитать, определить их размеры и форму.

Числа хромосом у разных видов

Вид	Число хромосом	Вид	Число хромосом
Собака	78	Картофель	48
Шимпанзе	48	Мягкая пшеница	42
Человек	46	Томат	24
Кошка	38	Кукуруза	20
Свинья домашняя	38	Лук	16
Плодовая мушка	8	Рожь	14
Лошадиная аскарида	2	Конские бобы	12

Вступающие в деление хромосомы состоят из двух одинаковых половинок - **хроматид**, соединенных вместе в **центромерном районе**. В этом районе к хромосоме присоединяются белки, ответственные за движение хромосом во время деления (см. §20). Центромерный район может находиться в середине хромосомы или ближе к концу - **теломере** (греч. telos - конец и meros...). Часть

хромосомы от центромерного района до теломеры называют **плечом хромосомы**. Плечи могут быть одинаковой длины (равноплечие хромосомы) или разной (неравноплечие хромосомы). Если одно из плеч очень короткое и плохо различимо в световой микроскоп, то такие хромосомы называют одноплечими (рис. 15 - 2). Хромосомы в клетке могут значительно различаться друг от друга по длине. Например, у человека самая короткая хромосома почти в пять раз короче самой длинной.

Совокупность признаков хромосомного набора называют **кариотипом** (греч. *karyon*... и *typos* - образец, форма). Кариотипы разных видов различаются, если не по числу, то по размерам и форме хромосом (рис. 15 - 3). Если хромосомы одинаковы по размерам и форме, то они отличаются последовательностью нуклеотидов в их ДНК.

Существует метод так называемой дифференциальной окраски хромосом. В хромосомах, выкрашенных с помощью этого метода, чередуются темные и светлые полосы разной ширины. Рисунок расположения полос характерен для каждой хромосомы. Это как бы “паспорт” хромосомы, по которому ее можно идентифицировать. У близкородственных видов хромосомы обычно очень похожи по рисунку полос. Если кариотипы отличаются, то сравнивая рисунок полос, можно определить, какие перестройки (§19) привели к изменению хромосом (§56).

В ядре неделящейся клетки обращает на себя внимание видимая в световой микроскоп плотная структура, которую называют **ядрышком** (подробнее о нем в следующем параграфе).

Иногда у эукариот встречаются безъядерные клетки. Примером являются эритроциты млекопитающих. В начале своего развития эритроциты имеют ядра, а затем, после того как закончен синтез гемоглобина, выбрасывают их. Безъядерные клетки существуют какое-то время, выполняют свои функции, а потом погибают. Делиться они не могут.

Чаще всего в клетке имеется только одно ядро, обычно шарообразной или овальной формы. В уплощенных клетках или, например, во взрослых растительных клетках ядра имеют дисковидную форму. Встречаются клетки, ядра которых имеют и более сложную форму.

Разные клетки отличаются объемами своих ядер, но в каждой клетке существует постоянное соотношение между объемом ядра и объемом цитоплазмы. Оно называется ядерно-плазменным отношением. В каждой клетке ядро имеет такой объем, какой позволяет наиболее эффективно управлять процессами, происходящими в клетке.

## **Вопросы**

- Почему безъядерные клетки эукариот не могут делиться?
- Чем отличаются молекулы ДНК у про- и эукариот?
- Как вы думаете, почему не принято называть комплекс ДНК с белками у прокариот хромосомой?

- Чем кариотип кошки отличается от кариотипа домашней свиньи (рис. 15 - 3)?
- Если известно, что в организме взрослого человека содержится около  $5 \times 10^{13}$  клеток, то чему равна суммарная длина находящихся в них молекул ДНК?

## § 16. Синтез белка в клетке. Рибосомы

Процесс трансляции у про- и эукариот отличается незначительно. Идет он, как мы уже говорили в §8, с помощью рибосом - самых мелких и самых многочисленных из клеточных органоидов.

Прокариотическая клетка содержит несколько тысяч рибосом, в эукариотической клетке их в десятки раз больше.

Рибосомы про- и эукариот отличаются по размерам (у прокариот они мельче, чем у эукариот), но принцип их строения одинаков. Состоят рибосомы из двух частей: большой и малой субъединиц (рис. 16 - 1). В их состав кроме белков входят РНК. Эти РНК получили название **рибосомных**, рРНК.

Величину рибосом и составляющих их частей принято указывать в специальных единицах - S (Сведберг). S - это коэффициент седиментации, который характеризует скорость перемещения молекул или частиц в центробежном поле при центрифугировании. Скорость перемещения зависит от массы частиц, их размеров и формы. Величина рибосом прокариот и эукариот - 70S и 80S соответственно.

В рибосомы прокариот входит три разных вида молекул рРНК (16S рРНК - в малую; 23S рРНК и 5S рРНК - в большую субъединицы) и 55 различных белков (21 - в малую и 34 - в большую субъединицы). В состав эукариотических рибосом входят четыре вида молекул рРНК (18S рРНК - в малую; 28S рРНК, 5.8S рРНК и 5S рРНК - в большую субъединицы) и около 80 белков.

В митохондриях и хлоропластах также обнаружены рибосомы. Они характеризуются теми же свойствами и параметрами, что и рибосомы прокариот.

Молекулы рРНК взаимодействуют друг с другом и с белками, образуя компактные структуры - субъединицы рибосом.

У эукариот соединение рРНК с рибосомными белками происходит в **ядрышке**. В центре ядрышка расположен участок хромосомы, в котором находятся гены рибосомных РНК. Синтезированные рРНК соединяются с рибосомными белками, которые поступили через ядерные поры из цитоплазмы, где они были синтезированы на уже существовавших рибосомах. Они соединяются с молекулами рРНК, образуя субъединицы

рибосом. Готовые субъединицы через поры (§17) выходят в цитоплазму, где будут участвовать в синтезе белка.

Таким образом, ядрышко - это не только место синтеза рибосомных РНК, но и место сборки субъединиц рибосом. Рибосомы нужны в огромных количествах, поскольку в клетке постоянно идут процессы синтеза белка. Поэтому на хромосомах в тех местах, где расположены гены рРНК, находится громадное скопление молекул: синтезируемые рРНК, пришедшие из цитоплазмы рибосомные белки, собираемые и готовые субъединицы рибосом. Понятно, почему ядрышко является самой плотной частью ядра и клетки.

Размеры ядрышка зависят от функционального состояния клеток. Если в клетке активно идут процессы биосинтеза белков, ядрышко может занимать до 25% от объема ядра.

Ядрышко образуется на тех хромосомах, где есть гены рРНК. Эти участки хромосом называются **ядрышковыми организаторами**. Например, у человека десять хромосом способны образовывать ядрышки. Каждый ядрышковый организатор представляет собой огромную хроматиновую петлю, так как содержит несколько десятков и даже сотен одинаковых последовательностей - генов рРНК. Эти последовательности расположены друг за другом и синтез рРНК идет одновременно со всех копий. Таким образом увеличивается интенсивность синтеза рРНК, на долю которой приходится более 90 % всей РНК клетки. Ядрышки, образованные разными хромосомами, очень часто сливаются друг с другом. В ядрах клеток человека обычно наблюдают одно, два или три ядрышка.

При начале трансляции малая субъединица рибосомы связывается с определенным участком иРНК, к ним присоединяется тРНК с аминокислотой, а затем с этим комплексом связывается большая субъединица. После этого рибосома готова к выполнению своей функции - синтезу белка (рис. 16 - 2). Белки рибосом способны выполнять свои функции только в составе рибосомы - только в комплексе с рРНК и другими рибосомными белками они приобретают необходимую конфигурацию.

Транспортная РНК, как описано в §7, напоминает в развернутой форме клеверный лист. Аминокислота прикреплена к "черешку клеверного листа", а на вершине листа находится триплет, взаимодействующий с кодоном в иРНК - **антикодон**.

Роль "заглавной буквы" при трансляции аминокислотной последовательности у прокариот выполняет измененная форма аминокислоты метионина - формилметионин. Ей соответствует кодон АУГ. После завершения синтеза полипептидной цепи формилметионин отщепляется и в готовом белке отсутствует. В том случае, когда триплет АУГ стоит внутри гена, он кодирует неизмененную аминокислоту метионин.

Если кодон и антикодон комплементарны друг другу, то рибосома передвигается относительно иРНК, и следующий кодон

становится доступным для взаимодействия со следующей тРНК (рис. 16 - 2). Происходит отсоединение первой аминокислоты от первой тРНК и присоединение ее к аминокислоте, которую принесла вторая тРНК. Во время передвижения рибосомы относительно иРНК первая тРНК, свободная от аминокислоты, покидает рибосому. Вторая тРНК остается, соединенная с пептидом из двух аминокислотных остатков, и в рибосому входит третий кодон иРНК для взаимодействия с очередной тРНК и т.д.

Когда в рибосоме оказывается один из трех триплетов (УАА, УАГ, УГА), ни одна тРНК не может занять место напротив него, так как не существует тРНК с антикодонами, комплементарными этим последовательностям. Полипептидной цепи не к чему присоединиться и она покидает рибосому. Синтез белка завершен.

Таким образом, рибосома соединяет в одном месте участников трансляции: иРНК и аминокислоты в комплексе с тРНК, при этом молекулы РНК так ориентированы относительно друг друга, что становится возможным кодон-антикодонное взаимодействие. Образование пептидной связи контролируется правильностью кодон-антикодонного взаимодействия. Рибосома осуществляет образование пептидной связи и перемещение относительно иРНК.

Молекула информационной РНК взаимодействует не с одной рибосомой, а с несколькими. Каждая рибосома проходит весь путь от "заглавного" кодона до терминирующего, синтезируя одну молекулу белка. Чем больше рибосом пройдет по иРНК, тем больше молекул белка будет синтезировано. Молекула информационной РНК с несколькими рибосомами похожа на нитку бус и называется **полирибосомой**, или **полисомой**.

## Вопросы

- Перечислите, пожалуйста, все типы РНК и назовите их функции.
- Сколько типов тРНК может быть в клетке?
- Какие функции выполняют рибосомные белки? А рРНК?
- Как вы думаете, почему количество рРНК в клетке значительно превышает по массе содержание иРНК и тРНК вместе взятых?
- Заполните таблицу:

Сравнение рибосом про- и эукариот

Параметр рибосом	Прокариоты	Эукариоты
Размеры в нм		
Величина рибосомы (S)		

Число и величина рРНК малой субъединицы		
Число белков в малой субъединице		
Число и величина рРНК большой субъединицы		
Число белков в большой субъединице		

- Большое количество рРНК в клетке объясняется тем, что их транскрипция идет одновременно с нескольких сотен участков ДНК. В то же время, информационные РНК для рибосомных белков синтезируются с последовательностей, которые находятся в единственном числе. Объясните, как клетка обеспечивает синтез рибосомных белков в количестве, соответствующем количеству рРНК?

## § 17. Внутриклеточный транспорт веществ

С помощью небольших мембранных пузырьков эукариотические клетки осуществляют перенос веществ между некоторыми органоидами. Эти **транспортные пузырьки** отщепляются от мембраны одного органоида, захватывая часть его внутреннего содержимого, и затем сливаются с мембраной другого органоида. При этом содержимое пузырька оказывается внутри органоида. Переносится не только содержимое органоида, но и часть его мембраны (рис. 17 - 1). Это - **пузырьковый транспорт**. С помощью него клетка осуществляет внутриклеточное перемещение части белков и обмен веществами между клеткой и внеклеточным пространством: **эндо-** и **экзоцитоз** (греч. endon - внутри, eхon - наружный). У прокариот пузырькового транспорта нет.

Движение молекул в прокариотической клетке осуществляется путем диффузии. У эукариот, кроме диффузии, существует также активное движение веществ по нитям и трубочкам, которые пронизывают всю клетку. Эту систему нитей и трубочек называют **цитоскелетом**. Элементы цитоскелета, так же как и рибосомы, относят к немембранным органеллам клетки. Специальные белки двигаются по нитям и трубочкам, доставляя прикрепленные к ним молекулы и транспортные пузырьки к различным частям клетки.

Мембраны оказываются непреодолимыми для полярных веществ и крупных молекул (§11) без белков-переносчиков. Такой же преградой является цитозоль для липидов. Поэтому для их перемещения по клетке также используются специальные белки-переносчики, которые прячут липиды от воды в своей гидрофобной части. Однако в клетке существует еще один способ переноса веществ: пузырьковый транспорт (рис. 17 - 1). В этом случае и белкам не нужно пересекать мембрану, и липиды доставляются в мембрану органоида в виде участка мембраны.

Поступление веществ в клетки также может происходить двумя путями. В некоторые клетки вещества поступают, непосредственно пересекая мембрану. Если во внеклеточном пространстве есть ферменты, расщепляющие макромолекулы, то белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты вначале распадаются на мономеры, а затем эти мономеры путем облегченной диффузии проникают через плазматическую мембрану.

Однако некоторые вещества не могут расщепиться на мономеры и проникают в клетки в виде крупных комплексов с другими вспомогательными молекулами. Например, ионы  $Fe^{2+}$  поступают в клетку в комплексе с крупным белком-носителем, а холестерол - в составе крупных белковых частиц, диаметр которых около 20 нм.

Для поступления в клетку крупных образований существует механизм эндоцитоза. При эндоцитозе вещества также не проходят через мембрану, а попадают в клетку внутри мембранного пузырька.

Выделяют несколько типов эндоцитоза, которые отличаются между собой способами поглощения и размером поглощаемых частиц, а именно: **фагоцитоз** и **пиноцитоз**. Термин "фагоцитоз" (греч. phagein - питаться) ввел русский зоолог Илья Ильич Мечников, основоположник иммунологии; фагоцитоз можно перевести как "питаться с помощью клетки". В 30-е годы американский биолог Льюис Уоррен ввел термин "пиноцитоз" (греч. pinein - пить).

Фагоцитозом является такой тип поглощения, при котором крупные частицы или бактерии как бы обволакиваются клеткой. Плазматическая мембрана при этом образует выросты, в которые затекает цитоплазма, затем эти выросты смыкаются и частица оказывается внутри клетки в мембранном пузырьке (рис. 17 - 2). Этот пузырек называется **фагоцитозной вакуолью**. О его судьбе мы расскажем позднее (§ 18).

При пиноцитозе в клетку попадают капли жидкости, растворенные в жидкости вещества, мелкие твердые частицы размером в несколько десятков нанометров. Пиноцитоз активно происходит в той части клетки, где на ее поверхности мембрана образует многочисленные складки. Плазматическая мембрана благодаря своей текучести впячивается и образует узкий канал, который затем отсоединяется от плазматической мембраны. Плазматическая мембрана снова замыкается, а в клетку попадают вещество или капли жидкости, окруженные участком бывшей плазматической мембраны (рис. 17 - 3). С помощью фагоцитоза поступают вещества во многие одноклеточные организмы, а также в специальные клетки животных (лейкоциты, например). Наличие жесткой клеточной стенки в растительных клетках препятствует

фагоцитозу, но с помощью пиноцитоза в эти клетки могут поступать растворенные вещества.

Механизм пиноцитоза используется для переноса вещества из крови в ткань через слой эндотелиальных клеток, выстилающих кровеносный сосуд изнутри. Пиноцитозные пузырьки образуются на той стороне эндотелиальной клетки, которая смотрит в кровеносный сосуд, проходят через всю клетку и сливаются с плазматической мембраной на противоположной стороне. Содержимое пузырька поступает в ткань.

Вещества не только поступают в клетку, но и выводятся из нее с помощью плазматических мембран путем экзоцитоза. Мембранный пузырек с выводимыми веществами подходит к плазматической мембране, сливается с ней, и содержимое пузырька выходит за пределы клетки.

Экзоцитозом выводятся вещества, которые необходимы в других клетках организма (например, гормоны) или участвуют в образовании внеклеточных структур (некоторые полисахариды в растительных клетках для образования клеточной стенки), и многие другие.

Движение транспортных пузырьков в клетке осуществляется по нитям и трубочкам цитоскелета. Они образуют в клетке "рельсы", по которым специальные белки переносят различные молекулы, пузырьки и даже органеллы со скоростью до 2 мкм в секунду. Движение этих белков происходит с затратами энергии.

Нити и трубочки цитоскелета состоят из отдельных глобулярных белков и могут собираться или разрушаться по мере необходимости.

Различают **микрофиламенты** (греч. *filum* - нить) и **микротрубочки**. Диаметр микрофиламентов равен 7-8 нм. Основным структурным компонентом микрофиламентов является глобулярный белок **актин**. Молекулы актина способны полимеризоваться, образуя спиралеобразную нить - **актиновый филамент**, или микрофиламент (рис. 17 - 4).

Актиновые филаменты входят в состав мышечных волокон. Сокращение мышц - это движение белков-**миозинов** относительно актиновых филаментов.

Актиновые филаменты соединяясь друг с другом при помощи определенных белков, могут образовать сложную сеть. В этом месте цитозоль уплотняется, превращаясь в **гель**. Разрушение сети микрофиламентов превращает гель в золь. Гель-золь переходы способствуют движению органоидов (рис. 17 - 5) и обеспечивают амебоидное движение клетки.

Диаметр микротрубочек - около 25 нм. Основным структурным белком микротрубочек являются глобулярные белки  $\alpha$ - и  $\beta$ -**тубулины**. Вначале  $\alpha$ - и  $\beta$ -тубулины связываются друг с другом и образуют димер, затем димеры, соединяясь между собой, образуют полый цилиндр - микротрубочку (рис. 17 - 4).

У животных и простейших из микротрубочек образованы органоиды **центриоль** (см. §19) и **базальное тельце**, которое лежит в основании **ресничек** и **жгутиков**. Реснички и жгутики являются выростами цитоплазмы,

окруженными снаружи плазматической мембраной, внутри которых находится нить, состоящая также из микротрубочек.

Реснички и жгутики способны согласованно изгибаться и перемещать клетки или окружающую клетки жидкость (например, клетки мерцательного эпителия дыхательных путей) (рис.17 - 6).

В животных клетках существует третий тип нитей – промежуточные филаменты. Они имеют диаметр от 8-10 нм и образованы фибриллярными белками. В клетке они располагаются пучками или отдельными нитями. Их много в тех клетках, которые подвергаются большим механическим нагрузкам.

## Вопросы

- Как, по вашему мнению, расположены гидрофобные и гидрофильные участки в белке-переносчике веществ через мембрану и белке-переносчике липидов через цитозоль?
- Перечислите основные способы транспортировки веществ в клетке.
- Заполните таблицу, поставив + или - в соответствующей клетке:

Вид транспорта	Поступление веществ в клетку	Транспорт через мембрану
Пиноцитоз		
Фагоцитоз		
Активный транспорт		
Облегченная диффузия		
Осмоз		

- Можно ли увидеть цитоскелет в световой микроскоп?

## § 18. Сортировка белков и локализация в клетке метаболических процессов

В каждом мембранном органоиде имеется свой набор ферментов, который определяет, какие процессы будут в нем происходить. Наборы белков создаются в результате их сортировки, которая осуществляется в несколько этапов. На каждом этапе одни белки опознаются другими: избирательно осуществляется транспорт белков через мембраны, избирательно собираются белки в транспортные пузырьки и пузырьки избирательно сливаются с мембранами клеточных органелл. “Опознавательным знаком” может служить небольшая аминокислотная последовательность в полипептидной цепи или олигосахарид в составе гликопротеина (§4). Эти опознавательные участки можно рассматривать как “адрес”, по которому тот или иной белок или транспортный пузырек будет направлен.

В результате направленного транспорта в **лизосомах** (греч. lysis - расщепление, soma - тело) собираются ферменты-гидролазы, способные расщеплять макромолекулы. В мембранах **гладкой эндоплазматической сети** сосредотачиваются ферменты для синтеза липидов и т.д. Важную роль в сортировке и транспорте белков играют **шероховатая эндоплазматическая сеть** и **аппарат Гольджи**.

Первичная сортировка полипептидов начинается в цитозоле (рис. 18 - 1): те белки, которые используются в цитозоле, митохондриях, пластидах, ядре, синтезируются свободными полисомами и затем с помощью специальных белков передаются через мембраны этих органоидов.

Комплекс белков, которые узнают и пропускают в ядро белки «ядерного назначения»: гистоны и негистоновые белки хроматина, белки рибосом, ферменты репликации, транскрипции и т.д., называется **поровым комплексом** (рис. 18 - 2). Эти белковые комплексы иначе называют **порами** (греч. poros – отверстие). Название не очень удачное, так как отверстия заполнены белками. В области поровых комплексов внутренняя и наружная мембраны ядерной оболочки переходят одна в другую. Через поровый комплекс осуществляется и транспорт из ядра рибонуклеиновых кислот и субъединиц рибосом.

Если полипептиду предстоит работа в ЭПС, аппарате Гольджи, лизосомах или он будет отправлен из клетки "на экспорт", то начавшийся в цитозоле синтез белка будет продолжен на поверхности эндоплазматической сети. Информация о назначении такого белка записана в виде особой последовательности аминокислот в его составе. Как только эта последовательность будет синтезирована, специальные белки в цитозоле узнают ее, присоединятся к рибосоме и помогут ей прикрепиться к мембране эндоплазматической сети.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) - это система соединенных друг с другом уплощенных мембранных мешочков и канальцев, формирующих единую внутреннюю полость (рис. 18 - 3).

В мембранах, образующих уплощенные мешочки, расположены белки, способные прикрепить рибосомы и сформировать канал, через который синтезируемый белок будет проникать внутрь ЭПС (рис. 18 - 4). ЭПС с прикрепленными к ее мембранам рибосомами получила название шероховатой ЭПС. В мембранах ЭПС, формирующих узкие канальцы и трубочки, содержится другой набор белков. В частности, там расположены ферменты синтеза липидов.

Гладкая ЭПС хорошо развита в тех клетках, в которых идут процессы синтеза и расщепления липидов. Это клетки надпочечников и семенников (в них синтезируются стероидные гормоны), клетки печени, мышечные клетки, эпителиальные клетки кишечника.

В мышечных клетках гладкая ЭПС регулирует концентрацию ионов  $Ca^{2+}$  за счет  $Ca^{2+}$ -насоса; это необходимо для сокращения и расслабления мышечных клеток. В клетках печени мембраны гладкой ЭПС содержат ферменты, способные обезвредить токсичные вещества, которые образуются в результате жизнедеятельности организма или поступают извне, превратить их в безвредные, растворяющиеся в воде молекулы, которые потом выводятся с мочой. Было установлено, что в клетках печени после сильного отравления (алкоголем или лекарством) объем гладкой ЭПС увеличивается почти в два раза, а потом возвращается к норме.

Молекула полипептида может полностью транспортироваться внутрь ЭПС, а может “застрять” в мембране какой-либо своей частью. Так возникают трансмембранные белки (рис. 10 - 1).

Шероховатая ЭПС есть во всех типах клеток, но в клетках, в которых активно синтезируются белки, она развита очень сильно и может занимать больше 10% объема цитоплазмы. К таким клеткам относятся, прежде всего, клетки различных желез. В них на мембранах шероховатой ЭПС находится огромное количество рибосом. Их количество зависит от состояния клетки: в одной и той же клетке молочной железы количество рибосом, связанных с ЭПС, составляет 70% от всего числа рибосом, когда железа активно работает, и 25%, когда не работает.

Внутри цистерн ЭПС происходит дальнейшая сортировка белков.

К белку присоединяется определенный гетероолигосахарид (см. §4) (происходит **гликозилирование**), затем по мере транспортировки этих белков по цистернам шероховатой ЭПС с белками могут произойти и другие изменения: присоединение жирных кислот (**ацилирование**), фосфатной группы (**фосфорилирование**), белки могут расщепиться. Эти модификации осуществляются специальными ферментами, которые узнают “свои” определенные места в белках и их изменяют. Эти модификации в свою очередь узнаются следующими белками и т.д.

Часть этих белков остается внутри ЭПС, другая часть с помощью транспортных пузырьков (рис. 17 - 1) переправляется в аппарат Гольджи.

В составе мембран пузырьков к аппарату Гольджи направляются и липиды, синтезированные в гладкой ЭПС. В аппарате Гольджи осуществляется следующий этап сортировки белков (рис. 18 - 1).

Эту клеточную органеллу обнаружил в 1898 году итальянский гистолог Камилло Гольджи, когда применил методику окрашивания нервных клеток солями серебра, поэтому она названа в его честь.

Аппарат Гольджи (АГ) - это комплекс мембранных уплощенных цистерн, вблизи которых располагаются многочисленные мелкие пузырьки (рис. 18 - 5). Пришедшие из ЭПС белки последовательно проходят через цистерны аппарата Гольджи, претерпевая дальнейшие модификации и подвергаясь сортировке.

Этим занимаются определенные ферменты, встроенные в мембраны аппарата Гольджи. Они гликозилируют, фосфорилируют, расщепляют поступившие из ЭПС белки. Другие белки мембран аппарата Гольджи присоединяют полипептиды в зависимости от их модификации, и в результате от аппарата Гольджи отщепляются пузырьки различного назначения и с разным содержимым. Одни пузырьки содержат ферменты лизосом - клеточных органелл, выполняющих функцию внутриклеточного пищеварения. В других пузырьках находятся разные белки вместе с липидами, которые встраиваются в плазматическую мембрану. А в третьих пузырьках транспортируются вещества, которые выводятся (секретируются) в межклеточное пространство.

Гетероолигосахариды, которые входят в состав гликолипидов плазматической мембраны (рис. 4 - 11), синтезируются из мономеров в отсеках аппарата Гольджи, вначале к липиду присоединяется первый мономер, к нему - второй и т.д. Затем они в составе мембран транспортных пузырьков доставляются в плазматическую мембрану.

В аппарате Гольджи синтезируются также те полисахариды, которые выводятся за пределы клетки: в растительных клетках это полисахариды, из которых строится **клеточная стенка** (кроме целлюлозы, которая синтезируется снаружи плазматической мембраны). В кишечнике и дыхательных путях млекопитающих из таких полисахаридов образуется слизистый слой на поверхности клеток.

Если полисахариды не выводятся из клетки, то они синтезируются вне аппарата Гольджи. Например, гликоген животных клеток образуется в цитозоле, а крахмал - в пластидах (§ 14).

Лизосомы представляют собой мембранные органеллы округлой формы, внутри которых находятся расщепляющие органические вещества гидролитические ферменты, или гидролазы.

Они были открыты бельгийским биохимиком Кристианом де Дювом.

Гидролазы являются субстрат-специфическими ферментами. Если они гидролизуют связи в белках, то называются протеазами, в нуклеиновых кислотах - нуклеазами, в липидах - липазами и т.д.

В лизосомах найдено около 40 различных гидролаз, которые способны разрушить все органические соединения.

Лизосомы выполняют очень важные функции: расщепляют все то, что попадает в клетку путем эндоцитоза (§17), а также то, что

становится ненужным клетке. Переваривание с помощью лизосом веществ, поступивших извне путем эндоцитоза, называется **гетерофагией** (греч. heteros - другой), а переваривание содержимого самой клетки называется **автофагией**.

Различают **первичные и вторичные лизосомы, остаточные тельца**. (рис. 18 - 6). Все они имеют округлую форму и диаметр от 100 до 500 нм. Первичной лизосомой называют только что отпочковавшийся от аппарата Гольджи пузырек с набором гидролитических ферментов. Ферменты находятся в неактивной форме.

Первичные лизосомы сливаются с пиноцитозным и фагоцитозным вакуолям, в результате образуются вторичные лизосомы. В них активизируются гидролазы, расщепляя содержимое эндоцитозных вакуолей. Образовавшиеся при гидролизе низкомолекулярные соединения транспортируются через мембрану лизосомы в цитозоль, а то, что не расщепилось, остается в лизосоме в виде непереваренных остатков.

Такая вторичная лизосома еще несколько раз может сливаться с эндоцитозными вакуолями, пока не накопится много непереваренных остатков. Лизосома с большим количеством непереваренного материала, которая больше не участвует в гидролизе веществ, называется **остаточным тельцем**. Содержимое остаточных телец выводится из клетки путем экзоцитоза, но остаточные тельца могут и оставаться в клетке.

В клетке возникают ситуации, когда нужно уничтожить часть собственного содержимого. Это необходимо, когда какая-нибудь внутриклеточная органелла испортилась, или когда отпадает надобность в ее существовании. Например, при голодании клетка, чтобы получать энергию, начинает переваривать собственное содержимое. Вот тогда и образуются **автофагосомы**. Сначала образуется **автофагическая вакуоль**: та часть клетки, которую нужно уничтожить, окружается мембраной. Эта мембрана может образоваться из пузырьков аппарата Гольджи, слившихся между собой, или от эндоплазматической сети. При слиянии этой автофагической вакуоли с одной или несколькими лизосомами образуется автофагосома.

В растительных клетках функции лизосом выполняют **вакуоли**. Они содержат гидролитические ферменты и способны расщеплять многие вещества, но могут выполнять и другие функции. В частности, в них могут накапливаться различные ионы, запасные и ядовитые вещества.

В клетках многих видов бактерий аналогом лизосом служит клеточная стенка, в которой находятся различные ферменты, расщепляющие макромолекулы. Другими словами, клетки прокариот, не имея внутриклеточных мембран, защищают свое содержимое от действия гидролитических ферментов тем, что "выносят" пищеварительную функцию за пределы клетки.

Если ферменты лизосом попадают в цитоплазму, то они уничтожают все, и клетка погибает. Это явление называется **автолизом**. Автолиз необходим для уничтожения части клеток при развитии организма. Например, при превращении головастика в лягушку таким путем разрушаются клетки хвоста.

Многие болезни у человека возникают при отсутствии некоторых гидролитических ферментов. Тогда во вторичных лизосомах накапливаются большое количество непереваренных остатков, что приводит к появлению так называемых "болезней накопления".

В некоторых типах клеток имеются мембранные органеллы, которые были названы **микротельцами**. В них находятся ферменты, отличающиеся от лизосомных гидролаз. Например, **оксидазы**. С помощью этих органелл расщепляются низкомолекулярные соединения, такие как этанол, метанол, фенолы, муравьиная кислота, формальдегиды и др. Ферменты для этих органоидов синтезируются на свободных рибосомах, т.е. не проходят через аппарат Гольджи.

Во многих секреторных клетках обнаруживаются большие, достигающие в диаметре 1 мкм пузырьки, заполненные секретуемым продуктом. Это - **секреторные гранулы**. Например, в секреторных клетках поджелудочной железы секретом являются пищеварительные ферменты панкреатического сока. Они накапливаются и хранятся в гранулах до тех пор, пока не будет получен сигнал о том, что они нужны в желудочно-кишечном тракте. Тогда с помощью экзоцитоза они выводятся из клетки.

## Вопросы

- Перечислите этапы сортировки белков в клетке.
- На рисунке 18 - 1 укажите, какие этапы транспорта белков осуществляются с помощью мембранных пузырьков.
- Почему ферменты лизосом называются гидролазами?
- Какие функции выполняют в клетке лизосомы?
- Чем гладкая ЭПС отличается от шероховатой?
- Как Вы думаете, на прикрепленных или не прикрепленных к ЭПС рибосомах синтезируются РНК-полимераза, ДНК-полимераза, гормон-инсулин?
- Где в клетке происходит синтез белка? РНК? ДНК? Липидов? Крахмала? Гликогена? Где синтезируются гликолипиды и гликопептиды?
- Как вы думаете, в каких клетках автофагия встречается чаще - растительных или животных?
- Где, по вашему мнению, находится 3'- и где 5'-конец иРНК на рис. 18 - 4?

- Клетки многих тканей животных над плазматической мембраной имеют слизистую оболочку, в состав которой входят белки и олигосахариды. Где, по вашему мнению, синтезируются и как транспортируются компоненты этой оболочки?

## § 19. Размножение клеток

Размножение клеток осуществляется только путем их деления. Это - одно из положений клеточной теории (§1). Последовательность процессов подготовки к делению и самого деления клетки называется **клеточным циклом**. Другими словами, клеточный цикл - это жизнь клетки от начала предыдущего деления до начала следующего.

Основой клеточного деления является репликация всех молекул ДНК и точное распределение реплицированных молекул между дочерними клетками.

У эукариот процесс разделения хромосом называется **митозом**. Во время митоза хромосомы конденсируются и становятся видны в световой микроскоп. В митозе активное участие принимает цитоскелет.

У прокариотических клеток кольцевая молекула ДНК обычно прикреплена к плазматической мембране. Одновременно с репликацией ДНК клетка растет, увеличивается площадь ее плазматической мембраны и дочерние молекулы ДНК разъединяются (рис. 19 - 1). Когда между объемом клетки и ее поверхностью достигается определенное соотношение, образуется перетяжка, и клетка делится на две. При этом примерно поровну делится все содержимое клетки.

У эукариотических клеток процессы репликации, роста клеток и их деления разделены во времени. Само деление осуществляется в два этапа: вначале делится ядро - это **кариокинез** (греч. *karyon* - ядро и *kinesis* - движение), затем происходит разделение цитоплазмы - **цитокинез**. При делении ядер хроматин конденсируется и в световой микроскоп становятся видны хромосомные нити. Отсюда еще одно название процесса деления ядра - митоз (греч. *mitos* - нить).

Таким образом, митоз - это способ деления ядер эукариотических клеток, при котором каждое из двух вновь возникающих ядер получает генетический материал, идентичный тому, который имело исходное ядро.

Период между митозами называется **интерфазой**. Название этой стадии возникло еще в прошлом веке, когда о деятельности клеток могли судить только по изменениям их морфологии, так как единственным инструментом исследования был световой микроскоп. Поскольку заметные морфологические изменения клеток

происходили во время деления, то к ним и было приковано внимание биологов, а период между делениями получил название промежуточного (лат. *inter* - между) или фазы покоя.

Время, которое клетка тратит непосредственно на деление, составляет обычно 1-3 часа (эмбриональные митозы - много короче, см. §22). Основную часть жизни клетки находятся в интерфазе (рис. 19 - 2). Длительность интерфазы, а вместе с ней и всего клеточного цикла, может варьировать в широких пределах у разных организмов и у различных клеток одного и того же организма.

Самые короткие клеточные циклы обнаружены у дробящихся яиц некоторых животных. Например, у золотой рыбки первые деления дробления совершаются через 20 минут (подробнее об этом в §22). Довольно распространены циклы длительностью 18-20 часов. Встречаются циклы, которые занимают несколько суток.

В интерфазе происходят важнейшие события клеточной жизни: транскрипция, трансляция и репликация.

Удвоение молекул ДНК начинается не сразу после митоза. Вначале клетка растет, восстанавливая свой размер до размеров материнской клетки. В это время в ней синтезируются РНК и белки, увеличивается количество органоидов. В частности, происходит деление митохондрий и хлоропластов (способом, похожим на деление клеток прокариот). Затем клетка приступает к репликации ДНК. Одновременно в цитоплазме синтезируются гистоновые и негистоновые белки хроматина, транспортируются в ядро, соединяются с ДНК - хромосомы удваиваются. После удвоения хромосом клетка начинает подготовку к делению. В это время синтезируются белки, из которых во время митоза будут собираться микротрубочки веретена деления, которые обеспечивают разделение хромосом.

Репликация ДНК различных репликонов (§8) происходит не одновременно, в первую очередь удваиваются те районы, в которых идет интенсивная транскрипция, т.е. имеется "расписание" репликации.

Перед делением прекращается транскрипция, петли хроматина сворачиваются в хромомеры (§15). Хромомеры сближаются и с этого момента в световой микроскоп в ядрах можно наблюдать длинные тонкие хроматиновые нити, спутанные в клубок. Это началась **профаза** митоза (рис. 19 - 3).

К концу профазы хроматиновые нити значительно укорачиваются и одновременно утолщаются. Ядрышко, хорошо видимое вначале профазы, в конце ее исчезает.

В цитоплазме в это время происходит образование **веретена деления**. Микротрубочки, которые функционировали во время интерфазы, распадаются на белки-мономеры и из них постепенно собираются новые микротрубочки. К концу профазы они протягиваются через всю клетку, соединяя два **полюса деления**.

У животных в центре полюса деления находятся центриоли (у растений центриолей нет). Центриоли представляют собой полые цилиндры длиной 0,3-0,5 мкм, образованные микротрубочками (рис. 19 - 4). В неделящейся животной клетке центриолей всегда две. Если клетка собирается делиться, то в интерфазе происходит образование двух новых центриолей. Во время профазы пары центриолей раздвигаются растущими микротрубочками на противоположные концы клетки, образуя полюса деления.

В конце профазы ядерная оболочка распадается на мелкие пузырьки. Наступает **прометафаза**. С исчезновением ядерной оболочки хромосомы оказываются в цитоплазме. К центромерным районам каждой хромосомы с двух сторон прикрепляются пучки микротрубочек, соединенных с разными полюсами.

Затем эти микротрубочки начинают выравниваться по длине. В результате хромосомы передвигаются с того места в клетке, где они были в момент разрушения ядерной оболочки, к центру клетки до тех пор, пока их центромерные районы не окажутся на равном расстоянии от обоих полюсов.

Когда все хромосомы выстроятся таким образом, наступает стадия **метафазы**. В метафазе хорошо видно, что каждая хромосома удвоена - состоит из двух сестринских хроматид. Хроматиды слегка обособлены друг от друга по длине хромосомы, но соединены в центромерном районе (рис. 15 - 2).

Стадия метафазы очень короткая. Сразу же после выстраивания хромосом в центре клетки центромерные районы сестринских хроматид разъединяются и хроматиды становятся самостоятельными хромосомами. Начинается **анафаза** - стадия, во время которой специальные белки, двигаясь вдоль микротрубочек, переносят сестринские хромосомы к разным полюсам. Микротрубочки при этом укорачиваются.

Вокруг хромосом, собранных у полюсов, формируется ядерная оболочка. Наступает **телофаза**. Хромосомы претерпевают изменения, обратные тем, которые происходили с ними в профазе: они довольно быстро деконденсируются и становятся неразличимыми в световой микроскоп. Образуются ядрышки.

Телофаза заканчивается цитокинезом, и из материнской клетки возникают две дочерних.

Разделение цитоплазмы у растений и животных происходит по-разному. В растительных клетках на месте расположения метафазных хромосом строится клеточная стенка, разделяющая материнскую клетку на две дочерних. Животные клетки, благодаря эластичности плазматической мембраны, делятся перетяжкой материнской клетки.

Если клеточные органеллы были более или менее равномерно распределены по всему объему цитоплазмы, то после цитокинеза они окажутся в дочерних клетках примерно в равном количестве.

Правильное течение митоза может быть нарушено различными внешними воздействиями: высокими дозами радиации, некоторыми химическими веществами.

Например, под действием рентгеновских лучей ДНК хромосом может разорваться. Хромосомы в таком случае тоже разрываются. Разорванные молекулы ДНК могут быть соединены специальными ферментами репарации. При репарации разрывов может быть восстановлена прежняя структура хромосом, но могут произойти **хромосомные перестройки**, т.е. возникнуть хромосомы с измененной морфологией (рис. 19 - 5).

Могут появиться хромосомы без центромерного района. Такие хромосомы лишены способности двигаться в прометафазе и анафазе, и не могут быть правильно разделены во время деления. Как следствие, вновь возникшие клетки будут иметь хромосомный набор, отличающийся от набора хромосом в исходной клетке.

Некоторые химические соединения, не свойственные живым организмам (спирты, эфиры), нарушают согласованность митотических процессов. Одни хромосомы начинают двигаться быстрее, другие отстают. Отставшие хромосомы могут не включиться в формирующиеся дочерние ядра.

Иногда в делящейся клетке образуется не два, а три или четыре полюса, что ведёт к возникновению, соответственно, трёх или четырёх дочерних клеток. При таком делении нарушается весь слаженный механизм распределения хромосом. Метафазная хромосома, состоящая из двух сестринских хроматид, может взаимодействовать одновременно только с двумя полюсами. Если полюсов больше, то каждая хромосома вынуждена "выбирать", с какими двумя полюсами из трёх или четырёх ей взаимодействовать. Этот выбор совершается случайным образом. В результате каждая дочерняя клетка получает не весь набор хромосом, а только его часть (рис. 19 - 6).

Клетки, получившие неполный набор хромосом, оказываются нежизнеспособными и погибают.

Есть такие химические вещества, которые препятствуют образованию микротрубочек, но не влияют на способность хромосом к разделению центромерных районов и не мешают их переходу в интерфазное состояние. Их называют **цитостатиками** - останавливающими клеточное деление. К их числу относятся такие вещества, как колхицин и колцемид. Воздействуя ими на делящиеся клетки, можно остановить митоз на стадии прометафазы. Через некоторое время в конденсированных хромосомах произойдет разделение центромерных районов и сестринские хроматиды станут самостоятельными. Однако без веретена деления они не смогут разойтись к полюсам клетки и останутся лежать рядом. Образующаяся ядерная оболочка объединит все хромосомы в одно ядро. Возникнет клетка, которая будет содержать удвоенный по сравнению с исходным набор хромосом. Клетки, у которых количество хромосом увеличено в два и более раз по сравнению с исходным набором хромосом, называются **полиплоидными** (греч. poly - много, ploos - кратный и eidos - вид) (см. также § 51).

Митоз - наиболее распространенный, но не единственный тип деления клеток. Практически у всех эукариотических организмов обнаружено так называемое прямое деление ядер или **амитоз**. При амитозе не происходит конденсация хромосом и не образуется веретено деления, а ядро делится перетяжкой или фрагментацией, оставаясь в интерфазном состоянии. Генетический материал при этом распределяется между дочерними ядрами случайным образом. После амитоза клетки не способны приступить к митотическому делению и обычно вскоре погибают.

Амитоз характерен для клеток, заканчивающих своё развитие: отмирающих эпителиальных клеток, фолликулярных клеток яичников и т.д. Встречается амитоз при патологических процессах: воспалении, злокачественном росте и др.

## Вопросы

- В чем разница между понятиями клеточный цикл и митоз?
- Митоз является симметричным процессом. Продемонстрируйте это, заполнив таблицу:

Стадия	Процессы, происходящие с		
	хромосомами	ядрышком	ядерной оболочкой
Профаза			
Прометафаза			
Метафаза			
Анафаза			
Телофаза			

- Чем телофазная хромосома отличается от профазной?
- Чем можно объяснить более высокую продуктивность полиплоидных растений?
- Препараты для анализа хромосом готовят следующим образом. Прежде всего клетки помещают в гипотонический раствор, где они набухают. После фиксации раствор клеток капают на стекло, они лопаются и их содержимое растекается по стеклу и прилипает к нему. Затем препарат красят и анализируют под микроскопом. Объясните, почему на таких препаратах хромосомы на стадии метафазы занимают большую площадь, чем профазные хромосомы?
- В какое время клеточного цикла происходит репликация ДНК митохондрий и хлоропластов?
- Попробуйте объяснить, в каких местах хромосом произошли разрывы хромосом при возникновении хромосомных перестроек на рис. 19 - 5. Как будут расходиться перестроенные хромосомы во время митоза?
- Нарисуйте хромосомные наборы клеток, возникших в результате деления клетки на рис. 19 - 6. Прокомментируйте.

## §20. Регуляция деятельности клетки

Все проявления жизни клетки связаны с белками. ДНК бактерии кишечной палочки несет информацию о синтезе примерно трех тысяч разных белков (у эукариот - во много раз большего их числа). Некоторые из этих белков присутствуют в клетке постоянно, другие появляются в ответ на специальные сигналы, когда возникает необходимость в их работе. Это так называемые **адаптивные** (лат. *adapto* - приспособлять) белки. Регуляция синтеза адаптивных белков у прокариот осуществляется на уровне транскрипции информационных РНК - на уровне **генной активности**.

Деятельность эукариотической клетки, более крупной и имеющей ядерную оболочку, регулируется сложнее. В ответ на внешний сигнал клетка эукариот также может отвечать включением транскрипции. Для этого в клетке существуют специальные белки, которые после взаимодействия с сигнальной молекулой попадают в ядро и включают синтез иРНК. Это - медленный ответ. Кроме этого, клетка эукариот способна давать быстрый ответ на внешний сигнал. Он осуществляется в результате активации или инактивации тех белков, которые заранее синтезированы в клетке.

Как осуществляется регуляция синтеза адаптивных белков у бактерий, впервые было установлено при изучении синтеза  $\beta$ -галактозидазы - фермента, расщепляющего дисахарид лактозу на глюкозу и галактозу. Он отсутствует в клетке, если бактерия не получает лактозу, но начинает синтезироваться через несколько секунд после добавления этого сахара в питательную среду, где содержатся бактерии.

Результаты исследований по регуляции белкового синтеза у бактерий были опубликованы в 1961 году французскими учеными Франсуа Жакобом, Андре Львовым и Жаком Моно. За эту работу они были удостоены Нобелевской премии.

$\beta$ -галактозидаза, вместе с двумя другими белками, участвующими в усвоении лактозы, закодированы в расположенных друг за другом последовательностях ДНК. Эти последовательности назвали **структурными генами**, так как они определяют структуру белков. Перед структурными генами расположен **промотор** (англ. *promoter* - стимулятор) - посадочная площадка для РНК-полимеразы. Между структурными генами и промотором есть особый участок ДНК - **оператор** (от лат. *operator* - работаю). С оператором взаимодействует специальный белок - **репрессор** (лат. *repressor* - ограничивающий, сдерживающий). Репрессор относится к постоянно синтезируемым белкам. Пока репрессор "сидит" на операторе, РНК-полимераза не может начать синтез иРНК.

Когда в клетку попадает лактоза, она связывается с

репрессором. В таком состоянии репрессор не способен взаимодействовать с оператором и освобождает дорогу РНК-полимеразе. РНК-полимераза синтезирует иРНК, иРНК транслируется,  $\beta$ -галактозидаза расщепляет лактозу. Как только последняя молекула лактозы будет преобразована в конечный продукт, освобожденный репрессор возвратится на оператор и закроет путь РНК-полимеразе. Транскрипция прекратится. Молекулы иРНК очень быстро расщепляются (их количество уменьшается на половину уже через 2 минуты). Прекращается и трансляция. Ферменты, выполнив свои функции, также расщепляются.

Система, включающая структурные гены, промотор, оператор и **терминатор** (участок ДНК, на котором РНК-полимераза прекращает синтез РНК), получила название **оперона** - единицы регуляции транскрипции. Таким образом, синтез белков у прокариот регулируется на уровне образования иРНК, или на уровне генной активности (рис. 20 - 1).

Количество структурных генов в опероне зависит от сложности биохимических превращений того или иного субстрата в конечный продукт. Есть опероны, содержащие лишь один ген, есть такие, в составе которых более 10 структурных генов.

Бывают опероны другого типа. В них транскрипция не начинается при появлении в клетке какого-то вещества, а наоборот, прекращается. Так регулируется наличие в клетке ферментов, необходимых для синтеза веществ, например, аминокислот. Отсутствие аминокислоты включает транскрипцию иРНК для синтеза нужных ферментов.

У многоклеточных эукариотических организмов каждая клетка не только поддерживает сама себя, но и выполняет ряд функций на благо всего организма (см. §23). Следовательно, помимо внутриклеточных механизмов регуляции, существуют специальные межклеточные сигналы, на которые клетки отвечают изменением своей деятельности. Ими являются различные регуляторные вещества. Некоторые из этих веществ являются жирорастворимыми, например, стероидные гормоны (§3), и могут проникать через двойной слой липидов плазматической мембраны. В цитоплазме они присоединяются к специальным белкам, которые меняют свою конформацию, узнаются белками поровых комплексов, проходят в ядро, связываются с хроматином и включают транскрипцию (рис. 20 - 2).

Другие регуляторные вещества - водорастворимые - через плазматическую мембрану не проникают, а взаимодействуют с **белками-рецепторами** (лат. receptor - принимающий) на ее внешней поверхности.

Эти рецепторы представляют собой трансмембранные белки, отличающиеся друг от друга. Своей наружной частью они способны соединяться с сигнальными молекулами. Разные рецепторы подходят к различным сигнальным молекулам как ключ к замку. Присоединение сигнальной молекулы меняет конформацию белка-рецептора и запускает каскад превращений мембранных белков, в результате которого возникают небольшие водорастворимые молекулы. Эти молекулы (их называют **вторичными посредниками**) в свою очередь запускают цепь изменений белков в цитозоле, результатом которых является активация белка, проникающего в ядро и включающего транскрипцию (рис. 20 - 2). Один из таких посредников - циклический АМФ (§7) (рис. 20 - 3).

Как правило, для включения транскрипции одного гена необходимо наличие нескольких различных регуляторных белков. Они вызывают превращение хромомера в петлю, делают ДНК доступной для взаимодействия с РНК-полимеразой, способствуют ее присоединению и т.д.

Синтезированная РНК не сразу выходит из ядра. Вначале она претерпевает ряд превращений. Она укорачивается, из нее вырезаются отдельные участки. Говорят, что происходит **созревание РНК**. Только что синтезированную РНК называют **ядерной**, подчеркивая этим названием, что она встречается только в ядре. После созревания она становится информационной РНК, которая специальными белками транспортируется к порам и затем передается в цитоплазму.

В цитоплазме иРНК также связываются с белками, и в зависимости от того, какие это белки, либо сразу соединяются с рибосомами, либо сохраняются нетранслируемыми до появления специального сигнала. Таким образом, проявление генетической информации у эукариот может регулироваться не только на уровне транскрипции, но и на уровне созревания РНК и ее транспорта в цитоплазму, а также на уровне трансляции.

Время от взаимодействия клетки с сигнальной молекулой, включающей транскрипцию иРНК, до появления белка может занимать несколько часов. Поэтому, если от клетки требуется быстрый ответ, то она готовится к нему заранее: необходимые белки синтезируются до появления сигнала, а сигнальная молекула только активирует этот белок.

Например, в специальных клетках поджелудочной железы человека на шероховатой ЭПС синтезируется белковый гормон – инсулин. Он проходит через аппарат Гольджи и собирается в секреторных гранулах. В этих клетках есть рецепторы, которые в ответ на повышенный уровень глюкозы в крови вызывают экзоцитоз секреторных гранул и выход инсулина в кровяное русло (рис. 20 -

4). Инсулин является сигнальной молекулой, которая соединяется с рецепторами на поверхности печеночных клеток. В этих клетках существуют пузырьки, в мембране которых встроены белки-переносчики глюкозы. В ответ на присоединение инсулина к рецептору печеночная клетка сливает мембраны пузырьков с плазматической мембраной, и белки-переносчики начинают активно транспортировать глюкозу внутрь клетки. После того, как уровень глюкозы снизится, и инсулиновые молекулы разрушатся произойдет впаивание участков плазматической мембраны с белками-переносчиками глюкозы (рис. 20 – 4).

### **Вопросы**

- Как вы думаете, какие из упомянутых в предыдущих параграфах белков являются адаптивными, а какие синтезируются в клетке постоянно?
- Перечислите процессы, которые происходят в ядре. Какие из этих процессов могут происходить в цитоплазме эукариотической клетки?
- В каких метаболических процессах участвует глюкоза?
- Сравните ответ организма на появление сахара у про- и эукариот.
- Опишите этапы “жизни” молекул инсулина и белка-переносчика инсулина с момента выхода иРНК из ядра.

## Глава II. Организм

**Организм** (или особь, или индивид) - это неделимая единица живого (лат. organizo - устраивать, придавать стройный вид; individuum - неделимое). Размеры организмов варьируют в широких пределах от микрометров у некоторых бактерий и грибов (это - микроорганизмы) до нескольких десятков метров у растений. Но независимо от размеров организм существует как единое физическое тело и как единое целое взаимодействует с окружающей средой.

### §21. Разнообразие живых организмов, их сходство и различия

Живые организмы различаются по размерам и форме, местам обитания и особенностям поведения и т.д. Эти различия - следствие разной генетической информации, содержащейся в нуклеиновых кислотах, и проявляются они в первую очередь в различиях биохимических процессов, которые происходят в клетках.

Наибольшие биохимические различия мы обнаруживаем у прокариот. Они необыкновенно разнообразны по способам клеточного питания и дыхания, однако, их размеры и формы варьируют незначительно. Большие различия в организации клеток наблюдаются у простейших, особенно у инфузорий. А вот животные, разнообразные по форме и размерам, с точки зрения их клеточной организации оказываются достаточно похожими, то же касается растений и грибов.

Для того чтобы разобраться в необыкновенном разнообразии живых организмов, потребовалось создать специальные способы их классификации. Мы уже знаем, что все организмы можно разделить на прокариотические и эукариотические. Если мы к живым организмам отнесем вирусы, то в этой схеме их нужно расположить отдельно (их различия распространяются на организацию генетического аппарата) (рис. 21 - 1).

Кроме того, все организмы можно разделить на гетеротрофные и автотрофные, фотосинтезирующие и хемосинтезирующие, **одноклеточные** и **многоклеточные** и т.д.

Существует наука - **систематика**, основы которой заложены в XVIII в. шведским естествоиспытателем Карлом Линнеем. Она занимается классификацией живых организмов для того, чтобы можно было ориентироваться во множестве существующих видов. На основе совокупности разнообразных свойств организмов: морфологических, биохимических и др. они объединяются в группы различного соподчинения или ранга - **таксоны** (греч. taxis - строй). **Виды** объединяются в **род**, роды - в **семейство**, семейства - в **отряд** (у растений - **порядок**), отряды - в **класс**, классы в - **тип** ( у растений - **отдел**), типы - в **царство**. Иногда выделяются таксоны промежуточного ранга: подклассы, надотряды и т.п. (рис. 21 - 2).

Предполагается, что система организмов отражает историю их возникновения - **филогенез** (греч. phylon - род, племя и ...генез ) (рис. 21 - 3). Существующая в настоящее время система не является

окончательной - появление новых фактов заставляет снова и снова пересматривать положение организмов в системе (§§44, 49).

Привычные для нас организмы: животные, растения, являются многоклеточными. Кроме них, имеется огромное количество невидимых невооруженным глазом одноклеточных организмов. В биомассе организмов, населяющих Землю, одноклеточные господствуют.

Клетки многоклеточного организма, специализируясь на выполнении различных функций, достигают большего совершенства в их выполнении, чем единичные клетки, вынужденные выполнять все функции одновременно. Поэтому многоклеточный организм может существовать в условиях, недоступных для жизни одноклеточных. Кроме того, многоклеточный организм более устойчив, т.к. в случае гибели одной или нескольких клеток, выполняющих какую-то функцию, оставшиеся клетки могут восполнить и утрату.

Первым этапом на пути возникновения многоклеточности, по-видимому, было объединение одноклеточных организмов в **колонии**. Колония клеток может существовать как единое тело, но все составляющие ее клетки одинаковы по выполняемым функциям и каждая из них может стать родоначальницей новой колонии клеток. Колониальные формы встречаются как у про-, так и у эукариот.

Познакомимся, как устроены представители основных групп живых организмов, особенно с точки зрения строения их клеток.

Прокариоты внешне мало различаются друг от друга, но их биохимическое разнообразие огромно.

По форме клеток различают бактерии шарообразные, или **кокки** (греч. kokkos - зерно), палочковидные, или **бациллы** (лат. bacillum – палочка), спиралевидные, или **спириллы** (новолат. spirilla – завиток), и изогнутые в виде

запятой подвижные **вибрионы** (лат. *vibro* – колеблюсь). Многие почвенные бактерии являются кокками. Кишечная и сенная палочки – это бациллы. Возбудитель сифилиса является спириллой, а возбудитель холеры – вибрионом. Возбудитель гонореи обычно существует в виде диплококков (греч. *diplo* – двойной), возбудитель скарлатины-стрептококк образует цепочки кокков (греч. *streptos* – цепочка). Колонии вызывающих фурункулез стафилококков обычно выглядят как грозди винограда (греч. *staphyle* – виноградная гроздь).

Бактерии принято делить на **эубактерии** (греч. *eu* - полностью и *bakterion* - палочка) и **архебактерии** или **археи** (греч. *archaios* - древний). В свою очередь, среди эубактерий можно отдельно рассматривать **собственно бактерии** и **цианобактерии** (греч. *kyanos* - синий), или **синезеленые водоросли**.

Архебактерии занимают особое положение среди прокариот. Они резко отличаются от остальных прокариот и эукариот по целому ряду биохимических признаков: у них особые фотосинтезирующие пигменты, особое строение имеют липиды мембран и др. В то же время РНК-полимераза архебактерий больше напоминает этот фермент эукариот, чем прокариот. То же можно сказать и об особенностях организации генетического материала. Среди архебактерий много хемосинтезирующих автотрофов. Существует точка зрения, что архебактерий и эубактерий следует рассматривать как разные надцарства.

Синезеленые водоросли, являющиеся фотосинтезирующими автотрофами, отличаются от других прокариот тем, что содержат хлорофилл **a** и используют в качестве донора водорода воду, т.е. выделяют при фотосинтезе кислород. Многие синезеленые способны связывать молекулярный азот. Различные виды синезеленых водорослей можно найти в морской и пресной воде, на поверхности почвы. Их можно обнаружить в Антарктике, где они живут при очень низких температурах, и в горячих источниках, где температура воды достигает 80°C. Именно синезеленые часто вызывают “цветение” воды в озерах и водохранилищах.

Некоторые бактерии, используя энергию солнца, нуждаются в органических веществах как источниках углерода, т.е. являются фотогетеротрофами (например, пурпурные бактерии). Другие бактерии энергию черпают, окисляя органические или неорганические вещества.

Обладая способностью окислять и восстанавливать химические вещества, бактерии оказываются в центре круговорота всех основных биологически важных химических элементов. Круговорот азота и серы без бактерий вообще невозможен (§40). Так, азотфиксирующие бактерии связывают молекулярный азот (§12), а денитрифицирующие возвращают его в атмосферу.

Прокариоты различаются по строению и химическому составу клеточных стенок. Клеточные стенки предохраняют бактерии от набухания в гипотонических растворах. В клеточных стенках располагаются ферменты, обеспечивающие внеклеточное пищеварение бактерий (см. §18).

Не у всех бактерий имеются клеточные стенки. Например, у самых маленьких бактерий, **микоплазм**, диаметр которых равен примерно 100 нм, они отсутствуют.

В 1884 году датский бактериолог Ханс Грам разработал специальную методику окрашивания бактерий. Бактерии, которые окрашиваются по этой методике, называются **грамположительными**, а те, которые не окрашиваются, - **грамотрицательными**. Например, кишечная палочка - *Escherichia coli* (обычный обитатель кишечника) и *Salmonella typhi* (возбудитель брюшного тифа) - это грамотрицательные бактерии. Бактерия *Staphylococcus aureus*, которая вызывает некоторые пищевые отравления и воспаление легких, и молочнокислые бактерии - грамположительные.

У грамположительных бактерий клеточная стенка имеет толщину от 20 до 80 нм. Она состоит из длинных молекул полисахаридов, сшитых короткими пептидами (рис. 21-4). Кроме того, в состав клеточной стенки входят сложные углеводные цепочки, так называемые **тейхоевые кислоты** (их так назвали, потому что они были выделены из клеточной стенки, греч. *teichos* - стенка).

Некоторые антибиотики, например пенициллин, вызывают гибель бактерий, так как нарушают образование клеточной стенки.

Клеточная стенка грамотрицательных бактерий не толще 9 нм и устроена иначе, чем у грамположительных. Слой полисахаридов составляет не больше 1 нм, а над ним располагается дополнительная мембрана (рис. 21 - 4).

Эта мембрана содержит многочисленные белковые поры, через которые хорошо проникают низкомолекулярные соединения (в том числе и молекулы красителя при окраске по Граму). В ее состав входят **липополисахариды**, которые способствуют лучшему прикреплению бактерий к клеткам растений и животных и служат преградой для многих веществ. В частности, они защищают пептиды клеточной стенки от действия антибиотиков.

У многих бактерий клеточные стенки дополнительно окружены полисахаридными **капсулами** - жесткими, плотными и водонепроницаемыми. Капсулы защищают бактериальную клетку от "заглатывания" другими организмами.

Многие из прокариот являются одноклеточными, но есть и многоклеточные формы.

Примером многоклеточной формы прокариот являются колонии миксобактерий - почвенных бактерий. Они питаются органическими веществами, которые расщепляют выделяющимися во внеклеточную среду ферментами. Объединение миксобактерий в колонию приводит к тому, что количество ферментов в среде накапливается, и питание бактерий улучшается.

Среди простейших большинство - это одноклеточные организмы, живущие в водной среде. Среди них есть как гетеротрофы, так и фотосинтезирующие автотрофы, как просто устроенные, так и имеющие сложное строение. Примером просто организованного гетеротрофного простейшего является известная всем амeba (рис. 21 - 5).

Парамеция - представитель инфузорий - пример также гетеротрофного, но более сложно устроенного простейшего (рис. 21 - 6). У нее постоянная форма тела, а подвижность обеспечивается согласованным движением ресничек, которые расположены по всей поверхности тела правильными рядами. Для согласования движения ресничек служит сеть внутриклеточных фибрилл. Питание

осуществляется пиноцитозом через специальный участок цитоплазмы.

Особенностью парамеции, как и других инфузорий, является наличие двух типов ядер: микронуклеусов и полиплоидных макронуклеусов. Процессы транскрипции, обеспечивающие метаболизм парамеции, происходят в макронуклеусе. Дочерние клетки получают в наследство только микронуклеус, из которого возникает макронуклеус. Другими словами, микронуклеус отвечает за хранение генетической информации и передачу ее в поколениях инфузорий, а макронуклеус - за реализацию этой информации во время жизненных процессов простейшего.

При делении некоторых простейших не происходит полного отделения разделившихся клеток и возникает колония, которую, также как у многоклеточных прокариот, можно рассматривать как многоклеточный организм, в котором все клетки одинаковы по строению и выполняют одни и те же функции. Действия клеток хорошо согласованы, и колония существует как единое целое.

Грибы - гетеротрофы, однако, у них нет органов пищеварения. Они выделяют пищеварительные ферменты во внешнюю среду, а затем всасывают питательные вещества всей своей поверхностью. Среди них, кроме многоклеточных, имеются также и одноклеточные организмы. Одноклеточные - это известные всем дрожжи, а многоклеточные - организмы, плодовые тела которых мы обычно называем грибами.

Тело гриба - **мицелий** (греч. *mykes* - гриб)- образуют рыхло расположенные длинные разветвленные нити - **гифы** (греч. *hyphē* - паутина) (рис. 21 - 7). В цитоплазме каждой гифы равномерно расположены ядра, мембраны эндоплазматической сети и аппарата Гольджи, многочисленные митохондрии и вакуоли. У некоторых видов гифы разделены неполными перегородками на отсеки, которые немного напоминают клетки. Плазматическая мембрана окружена клеточной стенкой, в состав которой обычно входит хитин (см. §4). Иногда гифы располагаются плотно друг к другу, формируя плодовое тело. Грибы вездесущи. Среди них много видов, паразитирующих на растениях и животных.

Как устроены растения и животные, вы подробно изучали в курсах ботаники и зоологии. Здесь мы напомним только, что среди низших растений - зеленых водорослей, есть истинные одноклеточные и колониальные организмы.

Среди колониальных форм зеленых водорослей существуют такие, которые напоминают многоклеточный организм, т.к. в них наблюдается разделение клеток по выполняемым функциям. Например, в роде *Volvox* способность к размножению сохраняют лишь некоторые клетки.

Высшие растения, также как и животные, - многоклеточные организмы, разнообразные по размерам и форме.

В отличие от животных, которые являются гетеротрофами, растения - фотосинтезирующие автотрофы. Фотосинтез растений происходит в хлоропластах. Особенностью строения клеток растений является также наличие клеточной стенки, содержащей целлюлозу.

У большинства животных особи дискретны, т.е. отделены друг от друга. Особей такого типа называют **унитарными**. С растениями сложнее. Представьте себе растение садовой земляники с усами или куст смородины. Что считать особью у них? Такие организмы, состоящие из однотипных частей-модулей, называют **модулярными**.

## Вопросы

- Чем истинные многоклеточные организмы отличаются от колониальных?
- Можно ли считать колонию организмом?
- Можно сравнивать организмы по морфологическим признакам, по сходству аминокислотных последовательностей в белках или последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах. Как вы считаете, какие признаки лучше отражают филогенетическое сходство организмов?
- Заполните таблицу:

	Прокариоты	Простейшие	Грибы	Растения	Животные
Автотрофы					
Гетеротрофы					
Хемосинтезирующие					
Фотосинтезирующие					
Есть ядро					
Есть митохондрии					
Есть хлоропласты					
Есть клеточная стенка					
Состав клеточной стенки					

## §22. Индивидуальное развитие организмов

Индивидуальное развитие особи от момента её выделения в самостоятельный организм и до конца жизни называется **онтогенезом** (от греч. ontos - сущее и генез).

Онтогенез одноклеточных организмов обычно заключается в том, что возникшие после деления дочерние особи растут. У эукариот в это время может происходить замена органоидов материнского организма. При благоприятных условиях достигшая определенного размера клетка опять делится надвое. Т.е. одноклеточные организмы являются потенциально бессмертными.

В ходе онтогенеза у одноклеточных организмов (так же как и у многоклеточных) в ответ на изменения условий внешней среды меняется спектр синтезируемых белков и интенсивность их образования (§20).

Развитие многоклеточных организмов начинается с размножения клеток, их **дифференцировки** (лат. differentia - различие) и формирования органов и тканей. Прежде чем особь сможет самостоятельно двигаться и питаться, может проходить некоторый период, который называют **периодом зародышевого**, или **эмбрионального** (греч. embrion - зародыш), **развития**. **Зародыш** развивается либо в материнском организме, либо в яйце. У родившейся (или вылупившейся из яйца) особи не всегда полностью сформированы все органы и ткани, поэтому необходим **период постэмбрионального развития**, чтобы образовалась взрослая особь, способная к воспроизводству себе подобных. **Период взрослого состояния** продолжается до тех пор, пока особь способна к размножению, затем наступает **старость** и **смерть** организма.

Различные периоды онтогенеза по-разному выражены у разных многоклеточных. Например, у грибов, водорослей и лишайников зародыш отсутствует. Относительная продолжительность различных периодов онтогенеза у разных видов также может отличаться. Так, у млекопитающих наиболее продолжительным является период, когда организм находится во взрослом состоянии. У многих насекомых, наоборот, стадия взрослого организма самая короткая. Иногда насекомое во взрослом состоянии живет всего несколько часов и после откладывания яиц погибает, например, поденки.

При половом размножении развитие начинается с одной клетки - **зиготы** (греч. zygota - соединенная в пару). Зигота обычно возникает в результате слияния двух половых клеток.

Последовательные этапы зародышевого развития рассмотрим вначале на примере животного организма. Первый этап эмбрионального развития называется **дроблением**. В ходе дробления из зиготы образуется вначале две клетки, затем четыре, восемь и т.д. (рис. 22 - 1). Клетки, возникающие при делениях дробления, называются **бластомерами** (греч. blastos - росток, meros - часть).

Митотические деления следуют быстро одно за другим. У лягушки первые тринадцать делений проходят через каждые 30 минут. Укорочение клеточного цикла достигается за счет того, что одни стадии значительно ускоряются, другие совсем выпадают. Например, резко сокращается стадия синтеза ДНК за счет того, что все репликоны вступают в репликацию

одновременно. Для синтеза ДНК и деления используется энергия и вещества, накопленные ранее в цитоплазме яйцеклетки. Митоз также проходит быстрее.

Дробление у многих животных завершается образованием **бластулы**.

У разных организмов возникающие при дроблении бластомеры располагаются относительно друг друга по-разному. Часто бластула представляет собой полый пузырек, оболочка которого образована одним или несколькими слоями бластомеров. Полость бластулы называется **бластоцелем**. Иногда бластоцель практически отсутствует и бластомеры очень тесно прилежат друг к другу, образуя плотный шар клеток. В этом случае говорят о **моруле** (лат. *mogula* уменьш. от *mogum* - тутовая ягода).

По размерам бластула практически не отличается от зиготы, поскольку в клеточном цикле бластомеров отсутствует стадия роста и после каждого деления клетки становятся все мельче и мельче. Когда число клеток зародыша достигает нескольких сотен или тысяч (у разных видов по-разному), начинается следующий этап эмбриогенеза - **гастрюляция** (греч. *gaster* - желудок) (рис. 22 - 2).

Во время гастрюляции продолжающие быстро размножаться клетки становятся подвижными и начинают активно перемещаться относительно друг друга. В результате в зародыше возникают отчетливо выраженные пласты клеток - **зародышевые листки**. Зародыш становится двуслойным, состоящим из наружного зародышевого листка - **эктодермы** (греч. *ectos* - снаружи, *derma* - кожа) и внутреннего - **энтодермы** (греч. *entos* - внутри). У всех животных, кроме губок, кишечнополостных, и гребневиков, формируется и третий слой - **мезодерма** (греч. *mesos* - средний). Он образуется из клеток, внедряющихся между экто- и энтодермой.

Первые этапы жизни зародыша осуществляются за счет РНК и белков, запасенных материнским организмом в яйцеклетке. В ходе гастрюляции, как и во время дробления, не происходит роста клеток, и, таким образом, зародыш на стадии **гастрюлы** остаётся по размерам похожим на зиготу.

Следующим этапом эмбрионального развития является **гисто- и органогенез**. У позвоночных он начинается с образования зачатка нервной системы (рис. 22 - 3). Это стадия **нейрулы** (новолат. *neurula*, уменьшит. от греч. *neuron* - нерв).

У нейрулы на будущей спинной стороне зародыша обособляется часть клеток эктодермы в виде длинной пластинки. Края пластинки сближаются, образуется вначале желобок, затем трубка, которая оказывается погруженной под клетки эктодермы. В последующем из передней части трубки формируется головной мозг и органы чувств, а из задней - спинной мозг и периферическая нервная система.

Органы и ткани организма образуются из определенных частей зародыша. Из эктодермы, кроме нервной системы, формируются покровы тела: наружный эпителий, кожные железы, роговые чешуи и т.д. Органы пищеварения и дыхания развиваются в основном из клеток энтодермы. Мезодерма даёт начало мышечной, хрящевой и костной ткани, кровеносной и выделительной системам.

Экто-, энто- и мезодермальное происхождение того или иного органа не означает, что клетки зародышевых листков обладают какими-то особыми “органными” свойствами. И хотя классификация органов по их происхождению в эмбриогенезе из определённого зародышевого листка довольно распространена, нужно помнить, что, во-первых, развитие органа происходит всегда только при взаимодействии клеток разных участков зародыша, во-вторых, почти каждый орган или ткань развивается из клеток двух, а иногда и всех трёх зародышевых листков. Например, кожа млекопитающих развивается из экто- и мезодермы.

Каким образом из единственной клетки возникает сложный организм с разнообразными органами и тканями, клетки которых специализированы на выполнении разных функций, т.е. являются **дифференцированными**? На этот и другие вопросы ищет ответы **эмбриология** - наука о развитии организмов.

Установлено, что первые этапы дифференцировки определяются цитоплазмой зиготы. Дело в том, что вещества, накопленные при образовании яйцеклетки, располагаются в ее цитоплазме не равномерно. При дроблении дочерние клетки получают более или менее различные участки цитоплазмы материнской клетки (рис. 22 - 4). Таким образом, бластомеры, имея одинаковые наборы хромосом, оказываются неравноценными по составу цитоплазмы. Эти первичные различия в составе цитоплазмы приводят к тому, что транскрипция в разных частях зародыша будет регулироваться разными цитоплазматическими сигналами и поэтому начнется с различных участков ДНК. Появление разных иРНК и белков повлечет за собой дальнейшее изменение цитоплазмы и т.д. Меняются не только сами клетки, но и характер их взаимодействия друг с другом.

Уже при возникновении двух первых бластомеров каждый из них “знает” о существовании другого. У лягушки, например, бластомеры после первого деления дробления равноценны друг другу и, если их разделить, то из каждого бластомера разовьётся нормальный головастик, который затем превратится в лягушку. Но если один из первых двух бластомеров убить, но не изолировать от другого, то из оставшегося живым бластомера начнёт развиваться только половина тела зародыша (рис. 22 - 5).

Убедительные факты о взаимовлиянии частей зародыша получены при всевозможных пересадках клеток развивающихся эмбрионов. Так, несколько бластомеров, взятых из любого участка зародыша-**донора** (лат. donare - дарить) на стадии бластулы и пересаженных в другой зародыш-**реципиент** (лат.

recipiens - принимающий), будут развиваться в структуру, определяемую местом пересадки, поскольку развитие пересаженных бластомеров, у которых межклеточные связи только начинают формироваться, будет направляться преобладающими по количеству клетками зародыша-реципиента.

На стадии поздней гаструлы и нейрулы отдельные участки зародыша представляют собой сложные комплексы клеток со сложившимися взаимоотношениями. Взаимовлияние клеток настолько велико, что пересадка участка, состоящего из большого количества клеток, в любое другое место не изменит направления его развития: из кожной эктодермы разовьются производные эктодермы, и из зачатка нервной трубки - нервная система и т.п.

История эмбриологии сохранила сведения о многочисленных экспериментах по пересадке частей развивающихся зародышей. Среди них работы немецкого эмбриолога Ганса Шпемана и его последователей. Они установили, что, если у зародыша на стадии гаструлы взять участок эктодермы, который должен развиваться в нервную трубку, и пересадить его в эктодерму брюшной стороны другого зародыша, находящегося примерно на той же стадии развития, то в месте трансплантации начинает развиваться сначала нервная трубка, затем другие компоненты осевых органов. В результате в зародыше-хозяине возникает вторичный зародыш, который отличается от первичного лишь незначительно величиной. Г.Шпеман назвал это явление **эмбриональной индукцией**, во время которой трансплантант выступает в роли организатора, направляющего развитие окружающих клеток (рис. 22 - 6).

В дальнейшем было обнаружено, что роль индуктора могут играть не только определённые участки развивающихся зародышей, но и вещества самого различного происхождения, например, части растений. Ученые пришли к выводу, что эффект индукции на ранних этапах развития зародыша заключается в том, что клетки в месте трансплантации, повреждённые операцией, выходят из-под контроля сложившихся клеточных взаимоотношений и начинают развиваться в направлении целого организма.

Уже во время дробления по мере увеличения числа бластомеров появляется и постепенно нарастает асинхронность деления. По мере развития зародыша многие клетки перестают делиться и специализируются на выполнении тех или иных функций - дифференцируются.

Развитие зародышей в той или иной степени зависит от внешней среды. Например, зародыши моллюсков получают из внешней среды воду, кислород, неорганические вещества; эмбрионы рыб и амфибий нуждаются только в кислороде и воде, а в яйца птиц поступает извне лишь небольшое количество кислорода. Что же касается млекопитающих, то их эмбриональное развитие находится в полной зависимости от материнского организма. Зародыш получает от матери и кислород, и воду, и органические и неорганические вещества.

В ходе эволюции выработались строго определенные взаимоотношения развивающихся зародышей с внешней средой. Если изменятся условия внешней среды, нормальное развитие

зародыша может нарушиться, причем незначительное изменение свойств зародыша на начальных этапах развития лавинообразно повлечет за собой многочисленные нарушения структуры и функций организма в более позднем возрасте.

Одной из причин нарушения являются чужеродные для эмбриона химические вещества. Они меняют взаимоотношения клеток, что в последствии приводит к снижению жизнеспособности эмбриона и рождению особи с различными заболеваниями и уродствами.

У одних видов только что родившийся организм отличается от взрослого в основном меньшими размерами и недоразвитием некоторых органов, например, половой системы. В этом случае говорят о **прямом постэмбриональном развитии**. Прямое развитие мы наблюдаем у ряда беспозвоночных (рис. 22 - 7), у рыб, птиц и млекопитающих.

Широко распространено среди самых разных типов животных **непрямое развитие**, или **развитие с метаморфозом** (греч. metamorphosis - превращение). У таких организмов зародышевый период заканчивается рождением личинки, которая иногда даже отдаленно не напоминает взрослый организм. Например, у насекомых с полным превращением, таких как бабочки, мухи, комары (рис. 22 - 7).

Часто у личинок развиваются специальные личиночные - **провизорные** (лат. provideo - предвижу, заранее забочусь) **органы**, которые максимально приспособлены к выполнению основной функции личинки - питания, обеспечивая ее быстрый рост. Часто клетки провизорных органов имеют полиплоидные ядра (§19).

У двукрылых насекомых полиплоидные ядра имеют одну особенность: сестринские хроматиды после репликации ДНК остаются соединенными друг с другом. В результате каждая хромосома утолщается, и её можно увидеть в световой микроскоп. Такие хромосомы называли **политенными** (греч. polys – многочисленный и лат. taenia – лента). Политенные хромосомы двукрылых насекомых стали удобной моделью для изучения функций интерфазной хромосомы (рис. 22 – 8).

Провизорные органы исчезают при превращении личинки во взрослую особь.

У высших растений при половом размножении онтогенез также начинается с зародыша. При делении зиготы тоже образуется две клетки, которые отличаются по своим морфологическим и физиологическим особенностям. Из одной формируется собственно зародыш, из другой возникают клетки, которые помогают растущему зародышу потреблять питательные вещества из окружающих тканей. При определенной величине зародыша клетки начинают

дифференцироваться и можно различить закладки будущих тканей и органов растения.

Величина, форма зародыша, его расположение в семени различаются у разных видов растений. Отличается и состав запасных питательных веществ: обычно это жиры и полисахариды, реже белки.

Для прорастания семян различных видов нужны разные сроки периода покоя, различные условия освещения, температуры, влажности. Так, семена пшеницы могут прорасти при температуре 0 - +1°C, а для прорастания семян кукурузы необходима температура не ниже +12° С. Время, в течение которого зрелые сухие семена сохраняют способность к прорастанию, может быть очень продолжительным. Например, удалось прорастить семена лотоса, пролежавшего в торфянике Манчжурии около 1000 лет.

При прорастании семян происходит активизация внутриклеточных ферментов, усиливается дыхание, начинается гидролиз запасных веществ, синтез рибосом и белков. Из зародыша возникает **проросток**. Дальнейшее развитие растений включает деление клеток, увеличение их размеров и их специализацию, в результате образуются различные ткани и органы растения - происходит органогенез.

Продолжительность жизни многоклеточных организмов ограничена и является видовым признаком. У одних видов раньше, у других позже начинаются закономерные возрастные изменения, уменьшающие адаптационные возможности организма и увеличивающие вероятность смерти.

Процесс старения затрагивает все уровни организации живого. На молекулярном уровне происходит накопление изменений в молекулах ДНК, меняется синтез РНК и белков, нарушается энергетический обмен и т.д. На клеточном уровне происходит нарушение транспорта веществ через мембраны и, следовательно, изменение функционирования клеточных органоидов, клетки начинают реже делиться. На уровне целого организма, как следствие изменений, происходящих на молекулярном и клеточном уровнях, ослабляется функция нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой и других систем организма.

Существует несколько гипотез о механизмах старения. Согласно одним, старение является запрограммированным процессом, в результате которого активность генов снижается с возрастом. Другие - предполагают, что старение происходит вследствие накопления повреждений генетического аппарата клетки в ходе онтогенеза.

У растений старение проявляется в исчерпывании клеток, способных к делению, и, следовательно, возможности образования новых побегов. У

многолетних цветковых растений корневая и побеговая система постоянно омолаживаются, и старение этих растений проявляется в том, что в некоторых частях растений начинают происходить разрушительные процессы, например, образуются дупла в стволах деревьев и проплешины в кустарниках и т.д.

Старение многоклеточных организмов неизбежно приводит к прекращению жизнедеятельности организма - его смерти. В то же время, как говорилось выше, у одноклеточных, таких как простейшие, индивидуальная жизнь особи прекращается в результате ее деления.

## Вопросы

- Нарисуйте схему клеточного цикла бластомеров в раннем дроблении.
- Как вы думаете, почему питательными веществами зародыша растений чаще бывают полисахариды и липиды, а реже - белки?

## §23. Многоклеточный организм как единая система

Клетки многоклеточного организма объединены в органы и ткани в зависимости от строения, развития и выполняемой функции. Специализируясь на выполнении определенных функций, клетки многоклеточного организма выполняют их более эффективно, но при этом они становятся более зависимыми от результатов работы других клеток организма. Клетки кишечника обеспечивают организм строительными материалами, но сами нуждаются в кислороде, который им поставляют эритроциты; клетки органов чувств получают информацию о состоянии внешней среды, а нервная система эту информацию перерабатывает и дает сигналы, каким образом организм должен реагировать и т.д. Таким образом, все клетки организма оказываются взаимозависимыми.

Для того, чтобы все клетки организма работали как единое целое, необходима четкая согласованность их деятельности. Другими словами, дифференциация клеток требует их **интеграции** (лат. *integratio* - восполнение).

Согласованное функционирование клеток достигается сложной системой их взаимоотношений. Кроме непосредственных **клеточных контактов**, существуют межклеточные взаимодействия, осуществляемые на расстоянии с помощью специальных химических веществ. Основную функцию координации деятельности многоклеточного организма выполняют нервная система и система желез внутренней секреции.

У млекопитающих насчитывают около 200 типов клеток. Они отличаются размерами и формой, набором и относительным количеством органоидов, наличием специфических гранул и т.п.

Так, в секретирующих клетках хорошо развиты эндоплазматическая сеть с рибосомами, аппарат Гольджи и имеются различные гранулы, мышечные волокна состоят в основном из актиновых и миозиновых филаментов, в них много митохондрий и т.д.

Еще более значительные различия клеток из разных тканей выявляются при анализе внутриклеточных белков и иРНК. Хотя, как правило, ДНК в ядрах всех клеток организма одинакова, в каждом конкретном типе клеток часть информационных РНК считывается с различных участков ДНК. В этом случае говорят, что имеет место **дифференциальная активность генов**.

Другими словами, в ядерной ДНК имеется информация о работе всех частей организма, но в каждой отдельной клетке используется только часть этой информации, как правило, очень небольшая. Так, у цыпленка в клетках печени считывается информация всего с 2,05%, а в клетках яйцевода с 1,8% ДНК. При этом синтезируемая РНК на три четверти одинакова в обоих типах клеток. Расчеты показывают, что примерно 12 000 генов считываются и в печени, и в яйцеводе, 5 000 генов - только в печени и 3 000 генов - только в яйцеводе.

Гены, транскрипция которых происходит в клетках всех типов, обеспечивают выполнение функций, одинаковых у всех клеток. Например, во всех клетках, синтезируются рибосомные и транспортные РНК, везде нужны белки цитоскелета и т.д. Их иногда называют **генами “домашнего хозяйства”**, в противоположность тем генам, которые определяют выполнение специализированных функций клеток.

Дифференцированные клетки обычно не участвуют в митотических делениях.

У взрослого организма клеточное деление происходит лишь в немногих обновляющихся тканях. У животных это в основном кроветворная, лимфоидная и эпидермальная ткани. В этих тканях клетки через какое-то время заменяются более молодыми. Например, продолжительность жизни эритроцитов в организме человека составляет около 120 суток. В печени и селезёнке старые эритроциты постоянно разрушаются, а в костном мозге из клеток-родоначальниц образуются новые.

Клетки, сохранившие у взрослого организма способность к размножению, называются **стволовыми**. После каждого деления стволовой клетки одна из вновь образовавшихся клеток остаётся стволовой, а другая начинает дифференцироваться в специализированную клетку. Потомки одной стволовой линии могут дифференцироваться в разные типы клеток. Например, все клетки крови возникают из одних и тех же стволовых клеток костного мозга (рис. 23 - 1).

У растений способность к делениям сохраняют клетки **меристемы** (греч. meristos - делимый). Они обеспечивают непрерывное нарастание массы и обновление ежегодно отмирающих частей растения.

Некоторые клетки и в дифференцированном состоянии не теряют окончательно способности к делению. При появлении специальных сигналов они могут вступить в митоз. Химическая природа некоторых сигнальных молекул известна. Их используют для того, чтобы стимулировать деление клеток. Например, лейкоциты крови являются дифференцированными клетками, потерявшими способность к делению. Но если их выделить из крови и обработать стимуляторами митозов, то помещенные в питательный раствор они пройдут несколько клеточных циклов.

Клетки, живущие в искусственной среде (**in vitro** - вне организма, в отличие от **in vivo** - в организме), называют **клеточными культурами**.

Если животные клетки начинают размножаться, то можно наблюдать, как они расползаются по стеклу сосуда, в котором находится питательный раствор. Движение клеток продолжается до тех пор, пока они не начнут соприкасаться друг с другом. Контакт поверхностей соседних клеток приводит к остановке их движения и одновременно выключает клетки из размножения. Когда клетки плотным слоем покроют всю доступную им поверхность сосуда, деления прекратятся. Другими словами, клетки, выделенные из многоклеточного организма, "помнят, как вести себя в коллективе". Исключение составляют клетки, выделенные из раковых опухолей, - контакт поверхностей клеток не останавливает их деления, они продолжают размножаться и культура становится многослойной.

Размножение в культуре удается вызвать не у всех клеток. Однако если клетки начали размножаться - это еще не означает, что культура будет существовать бесконечно. После нескольких клеточных циклов, клетки начинают делиться все реже и реже, даже если мы будем пересаживать их на новый питательный раствор. Обнаружено, что клетки, взятые из тканей взрослых организмов способны делиться *in vitro* меньшее число раз, чем клетки, полученные из зародышей.

Причину этого явления, названного по имени открывшего его ученого феноменом Хейфлика, в настоящее время видят в том, что в соматических клетках с каждым клеточным циклом происходит укорочение молекулы ДНК. Связано это с особенностями работы ферментов репликации. Вспомните, как она происходит (§8): ферменты - ДНК-полимеразы строят новую цепь в направлении от 5'- к 3'-концу, по одной цепи синтез идет непрерывно, по другой синтезируются короткие фрагменты, которые затем сшиваются (рис. 8 – 5).

Для начала работы ДНК-полимеразы необходимо, чтобы существовал двуцепочечный участок. Поэтому вначале специальная РНК-полимераза синтезирует фрагмент РНК примерно из 20 рибонуклеотидов. Затем место РНК-полимеразы занимает ДНК-полимераза и продолжает наращивать цепь уже из дезоксирибонуклеотидов. В последующем специальный фермент вырезает фрагмент РНК, и ДНК-полимераза заполняет полученную брешь в направлении от 5'- к 3'-концу. В результате та цепь, которая синтезировалась прерывистым способом, будет полностью комплементарна материнской цепи ДНК. А та цепь, которая синтезировалась непрерывным способом, окажется короче материнской

на длину фрагмента РНК. Таким образом, с каждой репликацией длина молекулы ДНК будет сокращаться.

Каждая молекула ДНК эукариот содержит на концах многочисленные копии коротких последовательностей нуклеотидов, которые не участвуют в транскрипции. Пока укорочение молекулы ДНК происходит за счет этих повторов, клетки функционируют нормально. Но в конце концов укорочение молекулы ДНК начнет сказываться на функционировании клеток. И такие клетки гибнут.

Однако в тех клетках, из которых образуются половые клетки (см. §27) существует фермент-теломераза, который наращивает укороченные концы в направлении от 3'-к 5'-концу. В соматических клетках теломераза отсутствует.

Клетки, взятые из раковых опухолей, и здесь отличаются: они не подчиняются правилу Хейфлика, в них в результате мутации активизируется ген теломеразы, и они могут претерпевать неограниченное число делений.

Клеточная специализация усиливается по мере роста и развития зародыша. Зигота представляет собой недифференцированную, или **тотипотентную** (лат. totus - весь и potentia - сила) клетку - из нее возникают все типы клеток организма. Уже во время дробления по мере увеличения числа бластомеров появляется и постепенно нарастает асинхронность деления. По мере развития зародыша многие клетки перестают делиться и специализируются на выполнении тех или иных функций - дифференцируются. Дифференцированное состояние клетки в значительной степени определяется межклеточными взаимодействиями и состоянием цитоплазмы. Чем сильнее специализированы клетки, тем в большей степени они зависят друг от друга. В таком организме невозможно удалить какую-либо часть без ущерба для всего организма.

Иногда можно изменить специализацию дифференцированных клеток, заставить их синтезировать другой набор РНК и белков. Это явление лежит в основе процесса **регенерации** (позднелат. regeneratio - возобновление). При заживлении раны, например, клетки, окружающие ее, переходят в недифференцированное состояние, размножаются, а затем дифференцируются в новом направлении.

Регенерировать могут многие растения, а среди животных - кишечнополостные, плоские и круглые черви. Среди позвоночных известны только редкие случаи регенерации отдельных участков тела, например, хвоста у ящериц. Чем более сложно организовано животное, тем труднее изменить специализацию клеток. Но если взять отдельную дифференцированную клетку, выделить из нее ядро и это ядро пересадить в яйцеклетку, предварительно лишенную собственного ядра, то из такой гибридной клетки иногда удается вырастить животное (рис. 23 - 2).

Это свидетельствует о том, что ядро дифференцированной клетки сохраняет информацию обо всех типах клеток организма, а дифференциация клеток определяется цитоплазмой и межклеточными взаимодействиями.

Координация работы различных клеток внутри организма достигается сложной системой их взаимоотношений.

Соседние клетки взаимодействуют друг с другом с помощью особых участков плазматических мембран. Эти участки называются клеточными контактами. В области клеточных контактов клетки не только скрепляются друг с другом, но и обмениваются между собой молекулами и ионами, что необходимо для нормального функционирования не только отдельного органа, но и организма в целом.

Существуют клеточные контакты двух типов. Первый тип - каналы, через которые клетки могут обмениваться низкомолекулярными соединениями: аминокислотами, нуклеотидами, витаминами, некоторыми гормонами. Например, в сердечной мышце мышечные клетки быстро обмениваются сигналом и действуют одновременно: сердечная мышца сокращается. Клетки могут закрывать и открывать эти каналы.

У животных клеток эти каналы образованы трансмембранными белками, у растений - мембранами (рис. 23 - 3). Именно по таким каналам (их называют **плазмодесмами**) транспортируется сахароза из фотосинтезирующих клеток во все остальные клетки растения (§14).

Второй тип клеточных контактов обнаружен у животных и представляет собой участки, где трансмембранные белки соседних клеток соединяются друг с другом, а изнутри к ним присоединяются нити цитоскелета. Согласованное движение клеток эктодермы при образовании нервной трубки у зародышей (§22) определяется контактами такого типа.

Кроме непосредственных контактов, существуют межклеточные взаимодействия, осуществляемые на расстоянии с помощью специальных химических веществ.

Молекулы одних таких регуляторных веществ очень быстро разрушаются, поэтому воздействуют только на близко расположенные клетки. Так обычно действуют простагландины (см. §3).

Они постоянно синтезируются, и клетки с их помощью как бы сообщают соседям о своем существовании. При нарушении клеточных процессов синтез простагландинов усиливается, и они распространяются на большее расстояние, вызывая реакцию многих клеток. Так развивается воспалительный процесс, активируется сокращение гладкой мускулатуры. Действие распространенного лекарства аспирина основано на подавлении синтеза простагландинов при воспалительных реакциях.

Есть другие вещества, которые по кровеносному руслу способны достигать самых отдаленных клеток, влияя на их функции. К ним относятся **гормоны** - продукты желез внутренней секреции. У человека и других млекопитающих их известно несколько десятков. Они обеспечивают **эндокринную** (endon и krino - выделяю) **регуляцию** всех этапов жизнедеятельности организма.

На тот или иной гормон реагируют клетки (**клетки-мишени**), в которых или на плазматической мембране, или внутри имеется соответствующий рецептор, способный связаться с молекулой

гормона. Взаимодействие гормона с рецептором является сигналом для начала синтеза новых или активации уже существующих белковых молекул (§20).

Синтез самих гормонов регулируется сигналами о состоянии организма, поступающими от всех рецепторных клеток в промежуточный мозг и далее в гипофиз - центральную железу внутренней секреции.

Некоторые гормоны имеют пептидную природу (инсулин), другие являются липидами (стероидные гормоны), третьи - производными аминокислот (**адреналин**).

Гормоны известны не только у позвоночных, но и у высокоразвитых беспозвоночных животных: моллюсков, ракообразных, насекомых.

У насекомых гормоны (**ювенильные** и **экдизон**) регулируют такие важные этапы жизни организма, как рост, линька, метаморфоз и половое размножение.

Клетки растений также способны вырабатывать гормоны (фитогормоны, от греч. *phyton* – растение), которые регулируют и координируют индивидуальное развитие: **ауксины, гиббереллины, цитокинины**.

Фитогормоны вырабатываются в интенсивно растущих тканях: кончиках корней, верхушках стеблей, в молодых листьях, а затем током жидкости переносятся к другим частям растения, стимулируя их рост и развитие.

У животных, кроме эндокринной, существует **нервная регуляция**. Нервные клетки образуют в организме сеть, соединяющую клетки, которые должны действовать согласовано.

Они обеспечивают очень быструю передачу сигнала конкретным клеткам, для которых он предназначен. По длинным отросткам нервных клеток сигнал передается в виде электрического импульса, а межклеточная передача осуществляется через специальные клеточные контакты химическим путем с помощью **медиаторов** (лат. *mediator* - посредник), вырабатываемых нервными и рецепторными клетками (рис. 23 - 4).

Нервная система в основном обеспечивает быструю, но кратковременную реакцию организма в ответ на изменение внешних условий, в то время как эндокринная система регулирует метаболические процессы, лежащие в основе развития и размножения организмов. Многие процессы организмов животных регулируются совместной деятельностью нервной системы и системы желез внутренней секреции.

## **Вопросы**

- Вспомните, как устроены и работают нервная и гормональная системы организма (9 класс).
- Как вы думаете, какая система, нервная или желез внутренней секреции, возникла в эволюции раньше?
- Какие вещества служат рецепторами в плазматической мембране?
- Какие клеточные процессы, на ваш взгляд, обеспечивают гены “домашнего хозяйства”?
- Заболевание “сахарный диабет” у человека развивается, если организм не может усваивать глюкозу. Как вы думаете, почему введение инсулина иногда помогает больным, а иногда нет?
- В чем особенности нервной регуляции по сравнению с эндокринной?

#### **§ 24 . Контроль целостности и индивидуальности многоклеточного организма**

Живые организмы обладают способностью защищать себя от проникновения чужеродной информации: различных паразитов (вирусов, бактерий, грибов, простейших), а также макромолекул, отличающихся по своему молекулярному составу от аналогичных молекул данного организма, которые могут нарушать согласованную работу клеток.

Защитой служат непроницаемые покровы и специальные выделения, например, фитонциды (греч. *phyton* – растение и лат. *caedo* – убиваю) - у растений и выделения сальных и потовых желез - у животных. Кроме того, у животных существуют клетки - **фагоциты**, которые способны захватывать и разрушать попавшие внутрь микроорганизмы. Все эти приспособления обеспечивают **неспецифическую устойчивость** организмов.

У позвоночных животных существуют также **иммунная система**, которая обеспечивает специфическую реакцию организмов на чужеродные вещества - **иммунитет** (лат. *immunitas* - освобождение, избавление). У них существуют **клеточный** и **гуморальный** (лат. *humor* - жидкость) иммунитет. В его основе лежит способность клеток иммунной системы распознавать **антигены** - вещества чужеродного происхождения - и устранять несущие антигены вещества или клетки.

Иммунная система - это комплекс клеток и синтезируемых некоторыми из них белков, которые входят в состав крови. Поэтому контролю иммунной системы доступны те участки организма, в которые могут проникнуть клетки и плазма крови. Ее задача - узнавать и уничтожать чужеродные для организма макромолекулы. Вы знаете, что каждый организм отличается от любого другого организма даже того же самого вида сочетанием макромолекул, присущих только ему (§§4, 6). Таким образом, иммунная система контролирует индивидуальность организма.

Чужеродные вещества - антигены (греч. anti - против и genos - происхождение) - это гетерополимеры с молекулярной массой более 10000: полипептиды, гликопротеиды, гликолипиды а также нуклеиновые кислоты, отличающиеся по своей структуре от собственных макромолекул организма. Иногда бывает достаточно отличия одной аминокислоты в полипептиде или одного сахара в полисахариде, чтобы вещество было опознано как “чужое”.

Антигены распознаются рецепторами, находящимися на поверхности лимфоцитов. Каждый лимфоцит несет на своей поверхности рецепторы одного сорта. Разнообразие рецепторов огромно и для каждого антигена всегда находятся рецепторы, которые взаимодействуют с ним как ключ с замком (рис. 24 - 1).

У млекопитающих есть два типа лимфоцитов: Т- и В-клетки. названные так потому, что, образовавшись в костном мозге (рис. 23 - 1), окончательно созревают или в тимусе - вилочковой железе (Т-лимфоциты), или в костном мозге у млекопитающих и в фабрициевой сумке у птиц (лат. bursa Fabricii, отсюда - В-лимфоцит).

Взаимодействие антигена с Т-лимфоцитом приводит к тому, что клетка получает сигнал к размножению. Образуется много генетически идентичных клеток - **клон** клеток (греч. clon - отпрыск, ветвь), которые соединяются с антигенами на поверхности клеток, зараженных бактериями или вирусами, и разрушают их. Так развивается клеточный иммунитет.

Связывание антигена с рецептором В-лимфоцита приводит к развитию гуморального (лат. humor - жидкость) иммунитета. Вначале также происходит размножение соответствующего клона клеток, а затем эти клетки активно синтезируют **антитела** (другое их название **иммуноглобулины**) - глобулярные белки, выделяющиеся в плазму крови, и способные соединяться с антигенами (рис. 24 - 1). Таким образом, рецептор В-лимфоцита является как бы образцом антитела, который может синтезировать данный клон клеток.

При встрече с антигенами антитела взаимодействуют с ними и способствуют тому, что антигены либо инактивируются специальным комплексом белков сыворотки крови, либо разрушаются и поглощаются клетками-фагоцитами. У человека фагоцитами являются макрофаги и нейтрофильные гранулоциты (рис. 23 - 1).

В организме млекопитающих есть несколько классов антител, построенных по одному типу. Они представляют собой белки с четвертичной структурой. В них входит четыре полипептида: два одинаковых между собой коротких, два также одинаковых между

собой длинных, другими словами, две легких и две тяжелых полипептидных цепи (рис. 24 - 2).

И в легких, и в тяжелых цепях различают константную и переменную части. Переменные участки образуют активный центр антитела, который взаимодействует с антигеном. Пространственная структура этой части молекул разных антител отличается необычайным разнообразием, которое оценивается миллионами вариантов.

Как закодировано такое разнообразие? Оказалось, что гены иммуноглобулинов устроены специфическим образом (рис. 24 - 3). Прежде всего, они имеют прерывистую структуру: отдельные участки лежат на некотором расстоянии друг от друга. Кроме того, переменная часть молекулы кодируется двумя или тремя (у разных классов иммуноглобулинов) типами последовательностей, каждый из которых состоит из многих сегментов, отличающихся друг от друга.

В эмбриональном развитии при размножении клеток-предшественниц будущих лимфоцитов репликация ДНК в генах иммуноглобулинов идет не подряд, а выборочно: копируется по одной последовательности каждого типа, затем они сшиваются друг с другом и с последовательностью, кодирующей константную часть молекулы. Возникают клетки с разными вариантами генов (более тысячи).

Репликация генов тяжелых и легких цепей происходит независимо. Различные сочетания цепей увеличивают разнообразие антител еще более чем в тысячу раз.

Но и это еще не предел. В клетках-предшественницах лимфоцитов участки ДНК, кодирующие переменную часть иммуноглобулина, подвергаются очень сильному изменению - **мутированию** (лат. mutatio - изменение). В результате число клеток-предшественниц лимфоцитов, каждая из которых способна синтезировать различные иммуноглобулины, достигает огромной величины.

Клеточная теория иммунитета и открытие роли фагоцитоза в борьбе с инфекцией принадлежат русскому биологу Илье Ильичу Мечникову, а теория образования свободных антител предложена немецким иммунологом Паулем Эрлихом. Оба они получили Нобелевскую премию в 1908г. Дальнейшее развитие иммунологии привело к формированию **клонально-селекционной теории** образования антител (лат. selectio - выбор). Ее создание связывают с именем австралийского иммунолога, Нобелевского лауреата Фрэнка Бёрнета.

Иммунитет, развивающийся в ответ на первую встречу с антигеном, называется **первичным**. У иммунной системы есть свойство “помнить” те чужеродные макромолекулы, которые уже попадали в организм прежде. В этом важную роль играют клетки “памяти” (Рис. 24 - 1). При повторной встрече с антигеном, антитела синтезируются быстрее и в большем количестве, и организм быстрее справляется с инфекцией (рис. 24 - 4). Вот почему многими болезнями не болеют повторно.

На этом же явлении основана система предохранения от инфекционных заболеваний, которую называют прививками или иммунизацией. Во время прививки в организм вводят ослабленные или убитые вирусы или бактерии, не способные вызвать заболевание. Однако организм воспринимает макромолекулы на их поверхности как антигены и поэтому включается синтез антител. При попадании же в организм активных болезнетворных агентов, как и положено, при повторном введении антигена, быстро достигается высокая концентрация антител. Это - **вторичный иммунитет**.

Известно, что прививки, сделанные в детском возрасте против многих заболеваний, вырабатывают иммунитет, который сохраняется до конца жизни. Среди них оспа, полиомиелит и др. Но есть такие заболевания, иммунитет к которым сохраняется недолго. Например, прививки против гриппа действуют обычно около года. Причина здесь не в плохой работе иммунной системы, а в том, что нуклеиновая кислота вируса очень быстро мутирует. В результате макромолекулы на его поверхности становятся другими. При новой инфекции такими измененными вирусами прежний иммунитет оказывается не эффективным.

Как же лимфоциты отличают антигены от молекул своего организма? Оказывается, в лимфоцитах зародыша синтезируются самые разные иммуноглобулины, в том числе и такие, которые способны взаимодействовать с макромолекулами самого зародыша. Однако у зародыша иммунная система сформирована еще не окончательно. Незрелые лимфоциты зародыша при встрече с антигенами погибают. К моменту рождения организма все лимфоциты, способные вырабатывать рецепторы к собственным макромолекулам, исчезают. Так организм “учит” иммунную систему отличать “свое” от “чужого”.

Антитела в плазме крови существуют недолго, затем они разрушаются. Если ввести в организм чужие антитела, то иммунитет возникнет (**пассивный**), но на короткий срок. Пассивный иммунитет имеется у новорожденных: материнские антитела попали в их организм через плаценту в составе молозива. **Приобретенный пассивный иммунитет** создается при введении в случае угрозы заболеваний антител, выделенных из крови других организмов, например, противокоревой или противостолбнячный иммуноглобулины.

Иммунная система не только защищает организм от проникновения чужеродных веществ. Она осуществляет контроль целостности организма, реагируя на клетки, которые стали “чужими”

для организма в результате изменений их клеточной поверхности. Это раковые клетки. Если иммунная система ослаблена, такие клетки дают начало раковой опухоли.

Характерной особенностью раковых клеток является изменение свойств их поверхности, которое выражается в исчезновении не только рецепторов для приема сигналов, посылаемых другими клетками, но и специальных структур, обеспечивающих межклеточные контакты. Такие клетки выходят из под контроля организма, теряют дифференцированное состояние, бесконтрольно делятся, не реагируя на своих соседей. Отдельные клетки могут обособиться и перенестись током крови из одной части организма в другую. Так происходит **метастазирование** (греч. meta - между, через) опухоли.

Причины возникновения рака - самые различные: это и вирусы (§9), и различные химические и физические воздействия, приводящие к изменению дифференцированного состояния клеток. Но в любом случае измененная клетка только тогда может стать родоначальницей раковой опухоли, когда ослаблен иммунологический контроль.

Иногда происходит сбой в работе иммунной системы, и она начинает синтезировать антитела к каким-то белкам своего собственного организма. Возникает аутоиммунная реакция. Это тяжелейшее заболевание, обычно приводящее к гибели организма.

В некоторых случаях иммунную систему выключают, применяя специальные вещества. Например, когда человеку для сохранения жизни необходимо сделать пересадку какого-то органа, взятого от другого организма. Если иммунную систему не выключить, то пересаженный орган будет подвергаться иммунной реакции, начнется его отторжение. Подавление иммунной системы предотвратит отторжение, но одновременно делает организм уязвимым для любой инфекции.

Известны случаи, когда иммунная система выключается сама либо в результате врожденного порока, либо вследствие инфекционного заболевания. Таким заболеванием является синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД). Вирус, вызывающий это заболевание, поселяется в клетках одного из типов Т-лимфоцитов и со временем разрушает их. Лишенная этих клеток иммунная система не создает иммунитета, и организм может погибнуть от самой безобидной инфекции.

Борьба с вирусом СПИДа затруднена тем, что он может долгое время находиться в латентном состоянии (§9), и, кроме того, при созревании вирионов они покрываются оболочкой, взятой от плазматической мембраны лимфоцитов. Выработка иммунитета к такому вирусу приводит к тому, что иммунная система начинает атаковать сама себя. Один белок вирусного происхождения все-таки имеется в его оболочке. Но коварство вируса СПИДа заключается еще и в том, что ген, кодирующий этот белок, очень быстро меняется и иммунитет, выработанный к нему, "устаревает" раньше, чем начнет работать.

## **Вопросы**

- Как вы думаете, какие процессы происходят в клетках, синтезирующих антитела, в течение латентного периода (рис. 24 - 4)?
- Сколько ДНК (в г) нужно было бы иметь в клетке, чтобы закодировать 1 млн разных иммуноглобулинов, при условии, что один ген кодирует одну молекулу иммуноглобулина, молекулярная масса которой примерно 70 000?
- Сравните систему защиты организма от вирусной инфекции, основанную на выработке антител, с той, которая базируется на действии интерферона?

## § 25. Гены и признаки организма

Каждый организм характеризуется определенным набором признаков, или **фенотипом** (греч. φένο - обнаруживаю). Признаки определяются совокупностью всех генов организма - его **генотипом**.

Количество признаков - огромно. Каждого человека можно описать по морфологическим особенностям: рост, вес, размер и форма рук и ног, цвет глаз и волос и т.д. Для описания индивида можно использовать биохимические показатели: активность того или иного фермента, содержание сахара в крови, скорость движения белка в электрическом поле и т.п.

Одни признаки можно описать словами: красная окраска лепестков, высокое растение - это **качественные признаки**. Другие признаки можно измерить, например, количество зерен в колоске, количество щенков в помете у собаки, - это **количественные признаки**.

Признак может иметь разные значения у разных индивидов: например, рост у одного будет высокий, у другого - средний, у третьего - низкий, но ни в коем случае рост не может быть и высоким, и низким одновременно. Одинаковые признаки, которые у разных индивидов могут принимать то или иное значение, называют **альтернативными** (лат. alter - другой). Например, глаза голубые или карие, волосы прямые или вьющиеся, содержание сахара в крови повышенное или нормальное - все это альтернативные признаки. Вариантов альтернативных признаков может быть много. Так, цвет волос у человека имеет огромное количество оттенков.

Каждый признак определяется одним или несколькими генами.

Как формируется признак, каков путь от гена до признака, зависит от того конкретного признака, который мы рассматриваем.

Иногда признак определяет непосредственно сам белок, кодируемый одним геном. Такие признаки называют **моногенными**.

Например, признак "серповидноклеточная анемия" у человека определяется заменой одного нуклеотида, которая ведет к замене аминокислотного остатка, несущего отрицательный заряд, на нейтральный (§6). Это, в свою очередь, приводит к тому, что молекулы гемоглобина, не имея одноименного заряда на своей поверхности, слипаются. Поэтому при прохождении через капилляры эритроциты деформируются и закупоривают их. В результате клетки не получают

кислород, развивается анемия, которая сопровождается наличием эритроцитов измененной формы.

Иногда признак определяется не непосредственно кодируемым белком, а продуктом его деятельностью. Например, существует несколько систем определения групп крови: ABO, Rhesus, MN и др. Мы остановимся на рассмотрении ABO-системы.

Имеется четыре группы крови: 0 (или I), A (II), B (III) и AB (IV). Отличия определяются наличием в плазматической мембране эритроцитов гликолипидов, содержащих разные олигосахариды (см. §4) (рис. 25 - 1). Назовем их H, A, и B.

A- и B-олигосахариды возникают из H, если есть ферменты  $\Phi_A$  или  $\Phi_B$  (т.е. гены, несущие информацию о их синтезе). У людей с 0 группой крови ферментов  $\Phi_A$  и  $\Phi_B$  нет, т.е. вместо генов, кодирующих  $\Phi_A$  и (или)  $\Phi_B$ , находится ген, который либо не работает, либо кодирует неработающий фермент. Назовем его ген  $\Gamma^0$ . У тех людей, которые имеют этот ген, на поверхности эритроцитов олигосахарид H остается в неизменной форме. В эритроцитах тех индивидуумов, у которых есть фермент  $\Phi_A$ , образуется олигосахарид A, а тех, у которых есть фермент  $\Phi_B$ , - олигосахарид B (рис. 23-2). У людей с AB-группой крови имеются оба фермента  $\Phi_A$  и  $\Phi_B$ , поэтому на поверхности их эритроцитов есть и олигосахарид A, и олигосахарид B:

Ген	$\Gamma^A$	$\Gamma^B$	$\Gamma^0$
Фермент	$\Phi_A$	$\Phi_B$	нет
Олигосахарид в составе гликолипида в плазматической мембране эритроцитов	A	B	H

Обнаруживается этот признак при переливании крови. Дело в том, что в плазме крови человека могут находиться иммуноглобулины, которые являются антителами для A- и B-олигосахаридов. У человека с группой крови 0 имеются антитела  $\alpha$  и  $\beta$ . У человека с группой крови A - антитела  $\beta$ , с группой крови B - антитела  $\alpha$ , и, наконец, у лиц с группой крови AB антител нет.

Если человеку с группой крови 0 (I) переливать кровь A (II) группы, то  $\alpha$ -антитела реципиента сразу будут взаимодействовать с A-олигосахаридами на поверхности донорских эритроцитов, вызывая их слипание. Это отразится на состоянии организма. При больших порциях перелитой крови несовместимой группы может развиваться шок.

Аналогичный ответ организма с 0 группой крови будет на переливание крови групп B (III) и AB (IV). Получается, что человек с 0 группой является идеальным донором крови, а человек с AB группой - идеальным реципиентом.

При переливании крови от донора с 0-группой в организм реципиента с A-, B- и AB-группами попадают антитела  $\alpha$  и  $\beta$ , однако, их концентрация невелика и они не могут вызвать слипания эритроцитов.

Каждый человек имеет две копии каждого гена: одну он получает в наследство от матери, другую - от отца. Имея три варианта гена, можно получить шесть различных комбинаций:  $\Gamma^0\Gamma^0$ ,  $\Gamma^A\Gamma^0$ ,  $\Gamma^A\Gamma^A$ ,  $\Gamma^B\Gamma^B$ ,  $\Gamma^B\Gamma^0$  и  $\Gamma^A\Gamma^B$ , которые и определяют четыре группы крови:

	Г е н о т и п					
	$\Gamma^0\Gamma^0$	$\Gamma^A\Gamma^0$	$\Gamma^A\Gamma^A$	$\Gamma^B\Gamma^0$	$\Gamma^B\Gamma^B$	$\Gamma^A\Gamma^B$
Фенотип	0 (I)	A (II)	A (II)	B (III)	B (III)	AB (IV)

Варианты гена называют **аллелями**, или **аллельными генами** (греч. *allelon* - взаимно).

Обратите внимание, что как вторую, так и третью группу крови имеют индивиды с разными генотипами. Это понятно, т.к. мы знаем, что вторая группа зависит от наличия олигосахарида А, т.е. фермента  $\Phi_A$ , а создается он работой одного аллеля или двух, не имеет значения. Другими словами, при наличии аллелей  $\Gamma^A$  и  $\Gamma^0$  мы наблюдаем проявление в фенотипе только гена  $\Gamma^A$ . В таком случае принято говорить, что аллель  $\Gamma^A$  **доминирует** над аллелем  $\Gamma^0$  или аллель  $\Gamma^A$  является **доминантным** (от лат *dominantis* - господствующий), а аллель  $\Gamma^0$  - рецессивным (от лат *recessus* - удаление).

Рецессивный аллель можно обнаружить в том случае, когда организм содержит две его копии, или другими словами, когда аллель находится в **гомозиготном состоянии** (греч. *homos* - одинаковый, равный). Доминантный аллель проявит себя и в гомозиготном, и в **гетерозиготном** (греч. *heteros* - иной, другой и *zygotos*) состоянии.

В случае четвертой группы крови проявляет себя и аллель  $\Gamma^A$ , и аллель  $\Gamma^B$ . Это - **кодоминирование**: аллель  $\Gamma^A$  и  $\Gamma^B$  - кодоминантны относительно друг друга и доминантны в отношении аллеля  $\Gamma^0$ .

Доминантный аллель принято обозначать прописной буквой, а рецессивный - строчной. В случае различных групп крови генотипы можно записать следующим образом:  $\Gamma^0\Gamma^0$ ,  $\Gamma^A\Gamma^0$ ,  $\Gamma^B\Gamma^0$  и т.д.

Выделяют еще один вариант взаимодействия аллелей - **полудоминирование**, которое можно наблюдать у гетерозигот в тех случаях, когда фермент, за синтез которого ответствен доминантный ген, не "справляется с работой за двоих", и признак носит промежуточный характер. Типичным примером полудоминирования является розовая окраска у цветков гетерозиготных растений, где доминантный аллель отвечает за синтез красного пигмента, а рецессивный - за полное отсутствие пигмента.

В развитии многих признаков принимают участие два и большее количество генов. Рассмотрим хорошо изученный пример развития окраски глаза у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Темно-красный цвет глаз, обычный для этой мухи, определяется сочетанием ярко-красного и коричневого пигментов, которые независимо синтезируются в клетках. При отсутствии коричневого пигмента развивается ярко-красная окраска. Для синтеза коричневого пигмента необходима цепочка реакций, каждую из

которых осуществляет свой фермент. Отсутствие этих ферментов или хотя бы одного из них приведет к формированию ярко-красной окраски глаза. Т.е. для развития признака “наличие коричневого пигмента” необходима совместная работа всех генов, кодирующих ферменты “биохимического конвейера” (рис. 25 - 2). Или, другими словами, требуется **взаимодействие неаллельных генов**.

Если мы вспомним сложную сеть биохимических реакций, протекающих в клетках (§§6, 18 и др.), то станет понятно, что лишь немногие признаки определяются одним геном, для развития же большинства признаков необходимо взаимодействие генов, нескольких или многих. Особенно велико количество взаимодействующих генов при развитии морфологических признаков, например, формы ушей, глаз и пр., т.к. здесь требуется взаимодействие различных типов клеток и, следовательно, различных групп генов. Правильно было бы говорить о влиянии генотипа в целом на развитие того или иного признака или на проявление гена.

С влиянием генотипа на развитие признака связано два интересных явления. Одно из них - **пенетрантность** (от лат. penetrantis - достигающий). Это частота проявления признака. Если в зависимости от генотипа организма признак не проявляется, несмотря на то, что имеется соответствующий ген, то про такой признак говорят, что он обладает неполной пенетрантностью. У человека признаком с неполной пенетрантностью является редко встречаемая шестипалость.

Очень часто признаки с неполной пенетрантностью характеризуются варьирующей **экспрессивностью** (лат. expressio - выражение): шестипалость, например, может быть выражена, как в виде добавочных пальцев, так и в виде только лишних пястных косточек, которые обнаруживаются случайно на рентгеновском снимке.

**Признаки, ограниченные полом**, - типичный пример признаков, развитие которых зависит от генотипа. Это те признаки, которые не проявляются у представителей одного пола или проявляются, но в иной степени. Вы можете вспомнить многочисленные примеры: яркая окраска у некоторых птиц и насекомых, бивни у слонов, рога у северного оленя - все это признаки, характеризующие мужские особи, хотя гены, их определяющие, находятся как у мужских, так и у женских особей, но у последних они не проявляются.

Существует термин - **половой диморфизм** (греч. di - дважды и morphe - форма), для обозначения различий признаков мужских и женских особей.

Взаимодействие генов при развитии признака - это одна сторона сложной организации организма. Так же как каждый признак развивается под контролем многих генов, так и каждый ген влияет на развитие многих признаков.

Влияние гена на развитие многих признаков носит название **плейотропного действия гена**, или **плейотропии** (греч. pleion - более многочисленный, tropos - направление). Таким образом, взаимодействие генов и плейотропия - это следствие системной организации генотипа, т.е. генотип организма, так же как и организм, - единое целое.

Плейотропный эффект гена может быть никак не связан с основным его действием. Например, у домашней кошки известен ген, который обеспечивает белую окраску шерсти и одновременно приводит к глухоте.

## Вопросы

- Как вы думаете, количественные признаки определяются одним геном или многими?
- Кровь какой группы можно переливать человеку, имеющему вторую (третью, четвертую) группу крови?
- Почему не известны антитела к H-антигену?
- Заполните таблицу:

Группа крови	Антигены	Антитела
0		
A		
B		
AB		

- У родителей с группой крови II и III родился ребенок с 0 группой крови. Как это получилось? Какая группа крови может быть у других детей этой родительской пары?

## §26. Мейоз

Генетическая информация о каждом признаке может быть представлена в клетке в виде одной последовательности нуклеотидов, в этом случае клетка называется **гаплоидной** (греч. haploos - одиночный и eidos - вид).

Клетки прокариот гаплоидны. У эукариот две гаплоидные клетки могут сливаться с образованием **диплоидной клетки**. Так возникает зигота при слиянии мужской и женской **гамет** (греч. gamete - жена, gametes - муж).

В диплоидных клетках каждая хромосома имеет пару себе, или **гомологичную хромосому**. Гомологичные хромосомы содержат информацию об одних и тех же признаках, но аллели могут различаться. Число хромосом в гаплоидном наборе принято обозначать буквой *n*. У человека  $n=23$ , у плодовой мушки -  $n=4$  и т.д.

Гаплоидные клетки образуются из диплоидных в ходе специального клеточного деления - **мейоза** (греч. meiosis - уменьшение) (рис. 26 - 1).

В мейоз вступают клетки после репликации ДНК. Главным событием мейоза является объединение, или **синапсис** (греч. synapsis соединение) гомологичных хромосом. Они образуют **бивалент** (лат. bi - двойной и valens - сильный). Затем следует два деления: в первом – делятся биваленты и к полюсам отходят гомологичные хромосомы, во втором – происходит разделение удвоенных хромосом. Таким образом образуются четыре гаплоидных клетки - происходит **редукция числа хромосом** (лат. reductio - возвращение) (рис. 26 -2). Редукция хромосом сопровождается их перекомбинированием, или **рекомбинацией** (лат. приставка ge - повторение), так как во время деления каждый бивалент ориентируется по отношению к полюсам случайным образом. Количество возможных вариантов ориентации зависит от количества хромосом в гаплоидном наборе (рис. 26 - 3).

При слиянии различных гаплоидных клеток число комбинаций возрастает (рис. 26 - 4).

Обмен генетической информацией может происходить и у прокариот. Он не связан с делением и называется **половым процессом**: две бактерии сближаются, и из одной в другую перемещается часть молекулы ДНК. Затем эта ДНК встраивается в ДНК клетки-реципиента, замещая собой гомологичный участок ДНК. Замещенная ДНК сразу же разрушается внутриклеточными нуклеазами.

У эукариот во время мейоза происходит конденсация хромосом, образуется веретено деления, и поэтому по аналогии с митозом в мейозе выделяют профазу, метафазу, анафазу и телофазу первого деления (или профазу I, метафазу I, анафазу I и телофазу I) и профазу, метафазу, анафазу и телофазу второго деления (или профазу II, метафазу II, анафазу II и телофазу II). Профаза первого деления мейоза - очень длительный процесс: у млекопитающих она продолжается больше двух недель. В ней происходят события, которых нет при митотическом делении, прежде всего - это синапсис гомологичных хромосом.

Если второе деление мейоза можно отличить от митоза у данного организма только по количеству хромосом (во втором мейотическом делении хромосомы присутствуют в гаплоидном числе), то в первом делении мейоза хромосомы ведут себя совершенно особым образом. Кроме того, что гомологичные хромосомы объединяются, они могут обмениваться отдельными участками. Это происходит в результате разрыва цепочек ДНК и их репарации. Если разорвутся две цепочки ДНК, принадлежащие разным гомологам, то при репарации иногда может получиться так, что ДНК одного гомолога окажется соединенной с ДНК гомологичной хромосомы. Этот процесс носит название **кроссинговера** (англ. crossing-over - перекрест). Он приводит к тому, что участки хромосом обмениваются и благодаря этому разнообразие гамет,

образующихся у данного организма, увеличивается в огромное число раз (рис. 26 - 5).

Характерной особенностью профазы I мейоза в отличие от митоза является то, что, несмотря на конденсацию хромосомы многие петли остаются неконденсированными и на них происходит транскрипция. Особенно интенсивно синтез РНК идет при формировании женских половых клеток. У некоторых видов в ядрах созревающих женских половых клеток можно видеть хромосомы с отходящими от них деконденсированными петлями хроматина, на которых идет транскрипция РНК. Их называют "**хромосомами типа ламповых щеток**" (рис. 26 - 6).

Первая метафаза мейоза также отличается от метафазы митоза, во-первых, тем, что в неё вступают не одиночные, а объединённые попарно хромосомы, т.е. биваленты. Количество бивалентов соответствует гаплоидному числу хромосом. Во-вторых, центромерные районы каждой хромосомы в отличие от метафазы митоза способны взаимодействовать с нитями веретена только от одного полюса. Таким образом, центромерные районы составляющих бивалент хромосом оказываются соединёнными с разными полюсами.

Для того чтобы произошло правильное разъединение двух гаплоидных наборов, вначале хромосомы попарно соединяются. В основе объединения лежит комплементарное взаимодействие отдельных участков цепей ДНК. Гомологичные хромосомы одинаковы по размерам, расположению центромерных районов и последовательности чередования генов, хотя аллели могут различаться.

Однако не всегда для всех хромосом можно обнаружить пару. Например, при сравнении морфологии хромосом в кариотипе мужских особей человека обнаруживается, что парами можно расположить только 44 хромосомы. После этого останется две хромосомы, совершенно не похожие друг на друга: одна короткая, одноплечая, другая - двухплечая, средних размеров. У женских особей такой **гетероморфной пары** нет (рис. 26 - 7). Эту пару назвали **парой половых хромосом** (одноплечую - **Y**-, а двухплечую - **X-хромосома**) в противоположность 22 парам **аутосом** (от греч. autos). Аутосомы одинаковы у представителей обоих полов, половые хромосомы у одного пола - одинаковые, у другого - разные.

X- и Y-хромосомы отличаются по размерам, следовательно, и количеству генов: в X-хромосоме их гораздо больше. Часто в Y-хромосоме располагается несколько генов, которых нет в X-хромосоме: у млекопитающих они обычно определяют развитие мужской особи из той зиготы, в которую они попадут при оплодотворении. Если в зиготе оказываются обе X-хромосомы, то она будет развиваться в женскую особь.

В мейозе X- и Y-хромосомы синаптируют друг с другом и в первом делении расходятся в разные клетки. Во всех гаметах, образованных женскими особями, содержатся X-хромосомы, а

мужские гаметы различаются: в половине находится X-хромосома, в половине - Y. Какие две гаметы встретятся при образовании каждой конкретной зиготы, - это дело случая, но в целом половина зигот будет иметь две X хромосомы, половина - X и Y (рис. 26 - 8).

У некоторых видов, например бабочек, гетероморфные хромосомы имеют самки, а у самцов обе половые хромосомы одинаковы. У тараканов и кузнечиков, Y- отсутствует, и пол зиготы определяет количество X-хромосом: две X - особь будет женской, одна - развитие пойдет по мужскому типу.

## Вопросы

- Сколько типов гаплоидных клеток может образоваться за счет случайного комбинирования хромосом у человека? У плодовой мушки? У других видов (см. таблицу в § 14)?
- Нарисуйте диплоидные клетки второго поколения со всеми возможными вариантами хромосом (рис. 26 - 4)?
- Сколько хроматид идет к каждому полюсу в анафазе II, если соматическая клетка данного организма имеет 28 хромосом? Каково число бивалентов в профазе I такого организма?
- В чем вы видите принципиальные отличия процесса мейоза от митоза? В чем сходство этих двух типов деления?
- Чем похожи и чем различаются гомологичные хромосомы?
- Нарисуйте варианты хромосом, которые образуются при расхождении этого бивалента

## §27. Размножение организмов

Размножение - воспроизводство себе подобных особей - универсальное свойство живых организмов. У одних видов в воспроизводстве потомства принимают участие два родителя. Они производят гаметы, и при слиянии образуются разнообразные особи, которые наследуют часть генетической информации от одного родителя, часть - от другого. Это - **половое размножение**.

Существуют разные способы размножения, при которых появление новых особей связано только с одним организмом. В этом случае дочерние организмы по генетической информации обычно идентичны друг другу и материнской особи.

Сливаясь могут не любые клетки, а только обладающие разной **половой валентностью** - набором контрастирующих признаков, позволяющим им объединяться. У животных такие клетки производятся особями разного пола, у многих цветковых растений - разными частями цветка.

Практически у всех видов эукариот обнаружены как диплоидные, так и гаплоидные клетки, т.е. наблюдается чередование

**гаплоидной и диплоидной стадий** развития. Некоторые одноклеточные организмы могут размножаться в течение многих поколений без рекомбинирования генетического материала, как на диплоидной, так и на гаплоидной стадии (рис. 27 - 1).

У других одноклеточных организмов размножаются только гаплоидные или только диплоидные клетки (рис. 27 - 2).

Многочлeточный организм развивается при размножении клеток путем митоза. У низших растений, таких как мхи и папоротники, образуются многоклеточные организмы и на гаплоидной, и на диплоидной стадии (рис. 27 - 3). У животных за редкими исключениями многоклеточный организм развивается из диплоидных клеток, а гаплоидная стадия представлена только половыми клетками.

Организмы высших растений развиваются из диплоидных клеток, но при формировании половых клеток гаплоидные клетки после мейоза претерпевают ряд митотических делений (см. § 28).

У большинства многоклеточных организмов только часть клеток специализируется на выполнении функции размножения, это - **репродуктивные органы** (лат. приставка *ge* и *produco* - создаю).

Именно в них происходит размножение клеток, способных дать начало новому организму. Несмотря на наличие репродуктивных органов, у ряда организмов сохраняется способность размножаться другими частями тела. Так, известно много растений, которые можно размножать клубнями, черенками, отводками, даже листьями, т.е. использовать для выращивания нового организма вегетативные органы материнского растения. Такой тип размножения называют **вегетативным** (рис. 27 - 4).

У животных способность к такому типу бесполого размножения сохранили губки, кишечнополостные, плоские черви, оболочники. У этих организмов образование новой особи происходит либо путем почкования (рис. 27 - 5), либо делением, после чего каждая обособившаяся часть достраивается до целого.

При бесполом размножении новые особи образуются из одной или нескольких клеток материнского организма (гаплоидного или диплоидного) путем митотических делений. Таким образом, их клетки получают ту же самую наследственную информацию, которая содержалась в клетках материнского организма. Следовательно, новые организмы, возникшие бесполом путем, представляют собой клон, являясь точными генетическими копиями материнской особи.

Репродуктивные органы, в которых образуются половые клетки, у растений называют **генеративными** (лат. genero - рождаю) в противоположность вегетативным (листья, корни, побеги), а у животных **половыми органами** (в противоположность **соматическим** от лат. soma - тело). Образование половых клеток происходит в два этапа: на первом этапе происходит размножение будущих половых клеток путем митоза. Затем эти клетки вступают в мейоз, в результате которого возникают гаплоидные половые клетки.

Разновидностью полового размножения является **партеногенез** (греч. partenos - девственница, genesis - возникновение), при котором новый организм развивается из материнской половой клетки без оплодотворения.

Партеногенетическое размножение описано для тлей, дафний, скальной ящерицы, некоторых рыб и других животных. Образование яйцеклетки при партеногенезе, как правило, происходит путем обычного митотического деления без редукции числа хромосом и их перекombинирования. Развивающиеся организмы при этом будут полностью идентичны материнскому.

У многих перепончатокрылых насекомых, в том числе и у медоносной пчелы, яйцеклетки образуются в результате мейоза и являются гаплоидными. Они могут быть оплодотворены, а могут развиваться и партеногенетически. Пчелиная матка, например, откладывает как оплодотворенные, диплоидные яйца, так и неоплодотворенные, гаплоидные. Из диплоидных яиц развиваются самки (в зависимости от кормления личинок - рабочие пчелы или матки), а из гаплоидных в результате партеногенетического развития возникают трутни.

## Вопросы

- В чем разница между терминами "репродуктивные органы" и "генеративные органы"?
- Каковы принципиальные различия между половым и бесполом размножением?
- Каково значение бесполого размножения?
- Могут ли мейозом делиться гаплоидные клетки? А митозом?
- Ориентируясь на рисунки 27 - 1, 27 - 2 и 27 - 3, нарисуйте схемы чередования гаплоидной и диплоидной стадий развития у животных и высших растений.
- Попробуйте нарисовать схему чередования диплоидной и гаплоидной стадии развития для медоносной пчелы.

## § 28. Образование половых клеток и оплодотворение

Половые клетки устроены так, чтобы успешно встретиться, слиться друг с другом и обеспечить развитие зародыша.

Мужские гаметы, обычно мелкие и подвижные, образуются в большом количестве, а неподвижные или малоподвижные женские

половые клетки крупнее и несут запас питательных веществ, за счет которых идет развитие зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза. Особенно хорошо это выражено у животных.

У некоторых одноклеточных водорослей и простейших половые клетки, обладая разной половой валентностью, не отличаются по размерам и подвижности. Это - **изогамия** (греч. isos - равный и gamos - брак). Если женская гамета, сохраняя подвижность, становится крупнее мужской, о говорят об **анизогамии** (греч. anisos - неравный). И, наконец, у животных наблюдается **оогамия** - неподвижная крупная женская половая клетка (греч. oon - яйцо) (рис. 28 - 1).

У животных мужские половые клетки - **сперматозоиды** (от греч. spermatos - семя) - развиваются в семенниках (процесс **сперматогенеза**). Перед тем как вступить в мейоз, клетки размножаются митозом (рис. 28 - 2). После мейоза гаплоидные клетки дифференцируются, приобретая способность к движению и проникновению внутрь яйцеклетки (рис. 28 - 2).

Эта дифференцировка продолжается несколько суток (у человека, например, почти четыре недели). В это время ДНК хромосом плотно упаковывается, и ядро уменьшается в размерах. Сокращается объём цитоплазмы, формируются цитоплазматические структуры, характерные только для сперматозоидов. Из аппарата Гольджи образуется **акросома** - пузырёк, содержащий ферменты, способные растворить оболочку яйцеклетки в момент оплодотворения. С противоположной стороны ядра или **головки** спермия из одной центриоли вырастает длинный **жгутик** (§17), придающий сперматозоиду подвижность. Основание жгутика окружают митохондрии (рис.28 - 3).

Плотная упаковка хромосом в головке сперматозоида и отсутствие цитоплазмы позволяют ему хорошо сохранять свою целостность вне организма и делают его очень устойчивым к неблагоприятным воздействиям внешней среды.

Женские половые клетки, или **яйцеклетки**, образуются в яичниках (**оогенез** от греч. oon - яйцо). Так же как и при образовании сперматозоидов, вступлению в мейоз будущих женских половых клеток предшествует стадия размножения первичных половых клеток путём митоза. Число митотических делений обычно бывает меньше, чем при формировании мужских половых клеток.

В первой профазе мейоза будущая женская половая клетка задерживается гораздо дольше, чем мужская. Она растёт, в цитоплазме образуется много митохондрий, рибосом, развивается гладкая и шероховатая эндоплазматическая сеть, идёт синтез питательных веществ, которые запасаются в виде желточных и белковых гранул. Поверх плазматической мембраны обычно

образуется одна или несколько плотных оболочек. У многих организмов рост клетки осуществляется не только за счет синтеза РНК и белков в ней самой, но и благодаря активному транспорту веществ из окружающих клеток, из крови или гемолимфы.

Цитокинез при обоих мейотических делениях проходит так, что практически вся цитоплазма достается одной клетке (рис. 28 - 4). Это и есть яйцеклетка. Клетки, не получившие цитоплазмы (их называют **полярные**, или **редукционные тельца**) погибают. Таким образом, в результате мейоза при формировании женских половых клеток из одной клетки, вступившей в мейоз, образуется одна гаплоидная клетка.

У многих организмов вторая метафаза мейоза (а иногда и первая) происходят уже после того, как в клетку попал сперматозоид, поэтому сразу же после образования гаплоидного женского ядра зигота приступает к первому делению дробления.

Число и размеры половых клеток различны у разных животных.

Как правило, яйцеклетки гораздо крупнее других клеток организма. Так, у млекопитающих они имеют диаметр 60-2000 мкм, у лососевых рыб - 6-9 мм, а у страуса размер яйцеклетки составляет несколько сантиметров.

Наблюдается такая закономерность: чем меньше вероятность встречи яйцеклетки и сперматозоида, тем большее число половых клеток образуется в организме. Например, рыбы мечут икру (яйцеклетки) и сперму прямо в воду (наружное осеменение) и количество икринок у некоторых из них достигает громадной величины (треска выметывает около 10 миллионов икринок).

При внутреннем оплодотворении, благодаря согласованному поведению самца и самки, мужские половые клетки поступают непосредственно в женский организм, вероятность оплодотворения очень высока, и, как следствие, количество половых клеток резко уменьшается.

Очень сильно уменьшено число производимых половых клеток у тех родителей, которые заботятся о потомках. Так, число икринок у живородящих рыб не превышает нескольких сотен, а одиночные осы, обеспечивающие будущих личинок кормом - парализованными насекомыми, откладывают всего около десяти яиц.

На количество производимых яйцеклеток влияет множество других факторов. В частности, существует зависимость между размерами яиц и их количеством: чем крупнее яйца, тем их меньше (птицы).

**Процесс оплодотворения** состоит из нескольких этапов: проникновения сперматозоида в яйцо, слияния гаплоидных ядер

обеих гамет с образованием диплоидной клетки - зиготы и активации её к дроблению и дальнейшему развитию.

Нахождение яйцеклетки сперматозоидом и их взаимодействие обеспечивается специальными веществами, вырабатываемыми половыми клетками. Яйцеклетки вырабатывают вещества, активирующие движение сперматозоидов, а последние выделяют вещества, растворяющие оболочку яйца. Хотя в слиянии с яйцеклеткой участвует только один сперматозоид, оплодотворение может произойти лишь при определённой концентрации сперматозоидов, так как необходима достаточная концентрация фермента, растворяющего оболочку яйцеклетки.

Проникновение сперматозоида в яйцеклетку является сигналом, стимулирующим дробление.

У некоторых видов, в частности, у тутового шелкопряда в яйцеклетку могут проникнуть несколько сперматозоидов, но сливается с ядром яйцеклетки в норме только один из них, остальные погибают.

В экспериментах с тутовым шелкопрядом Борис Львович Астауров показал, что, нагревая яйца бабочек в определенный момент их развития, можно добиться гибели материнского ядра. В таком случае довольно часто происходит слияние ядер двух сперматозоидов, образуется диплоидное ядро, которое и приступает к делению. Полученное в таких опытах потомство наследует исключительно отцовские признаки, несмотря на то, что от матери зародыш получил огромную массу цитоплазмы. Развитие зародыша за счет отцовского наследственного материала без участия ядра яйцеклетки носит название **андрогенеза** - (греч. andros - мужчина).

Эти эксперименты Б. Л. Астаурова и его сотрудников имели большое значение для понимания роли ядра в передаче наследственных свойств организма.

В основе процесса образования половых клеток у цветковых растений также лежит процесс мейоза, которому предшествует размножение клеток митозом. После мейоза в пыльнике образуются гаплоидные клетки **микроспоры**, развивающиеся в **пыльцевые зёрна** (рис. 28 - 5). При этом каждое пыльцевое зерно покрывается оболочками, защищающими клетки от внешних воздействий, и в нем происходит последовательно два митотических деления. В результате первого образуются две клетки: **вегетативная** и **генеративная**. Позднее генеративная клетка претерпевает ещё один митоз. Образуется две собственно половые клетки - **спермии**.

Женские половые клетки образуются в семязпочках. Этот процесс гораздо сложнее. Особые клетки в семязпочке вступают в профазу мейоза, растут и становятся гораздо крупнее окружающих их клеток (хотя и не так значительно, как у животных). Три из четырех гаплоидных ядер разрушаются, и вся цитоплазма достается одной клетке. Это ядро делится митозом (у большинства цветковых растений три раза), но цитокинез не происходит и образуется восьмиядерный **зародышевый мешок** (рис. 28 - 5). Фактически это то, что сохранилось у цветковых растений от свободно живущего гаплоидного поколения спорных растений (§27).

В дальнейшем вокруг ядер формируются самостоятельные клетки, которые распределяются в зародышевом мешке следующим образом. Одна из них, являющаяся собственно яйцеклеткой, вместе с двумя клетками - **синергидами** располагаются в том месте, где происходит проникновение спермиев. При этом проникновении синергиды играют существенную роль, т.к. содержат ферменты, способствующие растворению оболочек пыльцевых трубок.

Три клетки располагаются в противоположной части зародышевого мешка, их называют **антиподами**. Антиподы транспортируют питательные вещества из семязачки в зародышевый мешок.

Две оставшиеся клетки занимают центральное место в зародышевом мешке и очень часто сливаются, образуя **диплоидную центральную клетку**.

Когда в завязь проникнут два спермия, один из них сольётся с яйцеклеткой, дав начало диплоидному зародышу. Второй спермий соединится с центральной диплоидной клеткой. Образуется триплоидная клетка, которая очень быстро размножается и формирует **эндосперм** - питательный материал для развивающегося зародыша (рис. 28 - 5).

Этот процесс, характерный для всех покрытосеменных, был открыт в конце прошлого века Сергеем Григорьевичем Навашиным и получил название **двойного оплодотворения**. Значение двойного оплодотворения заключается в том, что обеспечивается активное развитие питательной ткани уже после оплодотворения.

## Вопросы

- Курица произвела за год 256 яиц. Если допустить, что все они результат размножения одной единственной клетки-предшественницы, то, сколько делений и каких предшествовало образованию яйцеклеток у этой курицы?
- Как влияет количество мужских клеток и женских половых клеток на количество образовавшихся зародышей?
- Нарисуйте схему чередования гаплоидной и диплоидной стадий развития у покрытосеменных растений.
- Сравните процессы образования половых клеток и зародыша у животных и покрытосеменных растений.
- Цветок гетерозиготного растения с генотипом Аа опыляется пыльцой гомозиготного по рецессивному аллелю растения (аа). Напишите возможные генотипы зародыша и соответствующие им генотипы клеток эндосперма:

Генотип зародыша	Генотип эндосперма

## §29. Закономерности наследования признаков в потомстве диплоидных организмов

Случайное комбинирование хромосом при их расхождении в мейозе и при слиянии гамет приводит к тому, что при половом размножении наследование признаков подчиняется определенным статистическим закономерностям. С помощью **гибридологического** (от лат. hybrida - помесь) **анализа** - системы скрещиваний и изучения характера расщепления признаков - можно получить информацию о том, сколько генов отвечает за развитие признаков, взаимодействуют они между собой или нет, в одной или разных хромосомах эти гены находятся.

Гомозиготные по изучаемому признаку особи при скрещивании друг с другом постоянно воспроизводят в потомстве данный признак (рис. 29 - 1). Их называют **линией** и получают обычно при скрещивании близкородственных особей, т.е. в результате **инбридинга** (англ. in - внутри и breeding - разведение), у некоторых растений - в результате самоопыления.

При скрещивании особей, принадлежащих к линиям с различными альтернативными признаками, все потомки в первом поколении получают гибридными - гетерозиготными, одинаковыми и по генотипу, и по фенотипу (рис. 29 - 2). У них наблюдается или проявление доминантных признаков, или промежуточное доминирование, или кодоминирование, в зависимости от того, как взаимодействуют между собой аллели.

После скрещивания гибридных особей первого поколения между собой возникают гибриды второго поколения, у которых проявляются и доминантные, и рецессивные признаки, т.е. происходит **расщепление признаков** (рис. 29 - 3).

Если признак определяется одним геном, как в случае, представленном на рис. 29 - 2 (круглая форма горошины доминирует над морщинистой), то у гибридных особей первого поколения половина гамет будет нести доминантный аллель, половина - рецессивный.

Вероятность возникновения зиготы равна произведению вероятностей появления гамет:

$$\frac{1}{2} A \times \frac{1}{2} A = \frac{1}{4} AA;$$

Результаты скрещивания часто представляют в виде таблицы, которую называют решеткой Пеннета по имени английского генетика Реджинальда Пеннета, предложившего такую форму записи результатов скрещивания (рис. 29 - 3).

Гетерозиготные особи будут иметь такой же фенотип, как и гомозигота по доминантному аллелю. Следовательно вероятность появления круглых горошин равна 3/4, а морщинистых - 1/4. Другими словами, наблюдается расщепление по фенотипу 3:1.

Расщепление 3:1 получается в случае скрещивания гетерозигот по одному гену (так называемое **моногибридное скрещивание**) при полном доминировании одного альтернативного признака над другим. Это **теоретически ожидаемое расщепление**. Результаты реального

скрещивания будут соответствовать теоретически ожидаемому расщеплению тем лучше, чем больше потомков будет проанализировано.

При **дигибридном** скрещивании, т.е. скрещивании гетерозигот по двум генам возможны разные варианты.

Если гены влияют на развитие разных признаков и расположены в разных хромосомах, то наблюдается расщепление 9:3:3:1 (рис. 29 - 4). Например, кроме гена, отвечающего за наследование формы горошины, имеется ген, определяющий развитие окраски горошины: желтая окраска доминирует над зеленой. Во втором поколении при скрещивании растений двух линий: одна - с круглой и желтой горошиной, другая - с зеленой и морщинистой, получим расщепление: 9/16 круглых желтых, 3/16 морщинистых желтых, 3/16 круглых зеленых и 1/16 морщинистых зеленых.

Именно в опытах на горохе Грегор Иоганн Мендель установил закономерности расщепления признаков в потомстве. Произошло это в шестидесятые годы девятнадцатого века. Не зная ничего о ДНК, хромосомах и их поведении в мейозе, Г. Мендель предположил существование парных **наследственных задатков**, один из которых поступает от отцовского, другой - от материнского организма. Впоследствии эти наследственные задатки назвали генами, а раздел биологии, изучающий законы наследственности, - **генетикой**.

Мендель утверждал, что наследственные задатки неизменны: у гибридного организма рецессивный признак не проявляется, но он остается неизменным и может проявиться во втором поколении гибридов у четвертой части организмов, в которых оба наследственных задатка определяют рецессивный признак. Каждая пара альтернативных признаков ведет себя независимо от другой пары, что в случае двух пар признаков приводит к расщеплению 9:3:3:1.

Г.Мендель сформулировал основные принципы гибридологического анализа. Прежде всего, для получения гибридов использовать формы, в которых не наблюдается расщепления признаков (т.е. гомозиготы). Обязательно анализировать потомство каждой конкретной родительской пары и получать как можно более многочисленное потомство для того, чтобы характер расщепления лучше соответствовал теоретически ожидаемому, другими словами, учитывать статистический характер наследования.

Принято выделять **три закона Менделя**: закон единообразия гибридов первого поколения (1), закон расщепления во втором поколении (2) и закон независимого комбинирования признаков (3).

Современники Г. Менделя не оценили значение его работ, они были забыты и только в 1900 г. законы Менделя были переоткрыты сразу тремя

исследователями. Сделали они это независимо друг от друга и на разных объектах в 1900 г.

Сопоставление поведения генов с поведением хромосом привело к созданию **хромосомной теории наследственности**. Она была сформулирована в 1900-1903 г.г. американским цитологом Уильямом Сеттоном и немецким эмбриологом Теодором Бовери и в дальнейшем развита американским генетиком Томасом Морганом и его учениками. Суть хромосомной теории наследственности заключается в следующих положениях: гены расположены в хромосомах; наследование признаков в ряду поколений обеспечивается передачей хромосом через гаметы зиготам; в одной хромосоме сосредоточены вполне определенные гены, отвечающие за много признаков; расположены эти гены линейно по длине хромосомы.

Если гены, определяющие развитие двух разных признаков, расположены рядом в одной хромосоме, т.е. являются **сцепленными друг с другом**, то расщепление будет соответствовать тому, что наблюдается при моногибридном скрещивании. Другими словами, расщепления 3:1 (1:2:1) или 9:3:3:1 характеризуют не количество анализируемых генов, а количество хромосом, в которых эти гены находятся (рис. 29 - 5).

Сцепление генов может нарушаться при кроссинговере. Чем дальше по длине хромосомы находятся анализируемые гены, тем чаще между ними будет происходить кроссинговер, и тем чаще будут появляться **кроссоверы** - особи, у которых сочетание аллелей разных генов будет не таким, как у родительского организма. Можно подсчитать частоту кроссинговера и определить **генетическое расстояние** между генами. Для этого нужно скрестить гетерозиготную по двум и более генам особь с рецессивной гомозиготой (рис. 29 - 6). У потомков такого скрещивания можно легко по фенотипу установить генотип. Генетическое расстояние измеряется в % кроссоверов от общего числа потомков скрещивания.

Обратимся к рисунку 29 - 6. У гетерозиготного родителя в одной хромосоме находятся доминантные аллели А, В, С (сцеплены друг с другом), в другой - рецессивные а, в, с. Для того, чтобы определить расстояние между генами А и В, нужно подсчитать число потомков, у которых произошел кроссинговер между этими генами.

Таких потомков два. Соответственно для генов В и С - восемь. Общее число потомков - двадцать. Следовательно, расстояние между А и В получилось равно  $2:20 \times 100\% = 10\%$ , а между В и С -  $8:20 \times 100\% = 40\%$ .

Скрещивание с рецессивной гомозиготой называется **анализирующим**. Оно используется для того, чтобы установить генотип особи с доминантным признаком (рис. 29 - 7).

Гетерозиготная особь в анализирующем скрещивании даст расщепление потомков на два или больше фенотипических классов в зависимости от числа анализируемых генов. Число классов равно

числу различающихся гамет, образующихся у анализируемой особи. Гомозиготы дадут в анализирующем скрещивании потомков одного генотипа и фенотипа (рис. 29 - 2).

При взаимодействии генов расщепление будет отличаться от того, что наблюдается при независимом наследовании. Обратимся к примеру с окраской глаз у плодовой мушки (рис. 25 - 2). Если ген А отвечает за образование фермента 1, а ген В - фермента 2, то мушки с генотипами ААbb и aaВВ будут иметь глаза ярко-красного цвета. В результате их скрещивания возникнет гетерозигота АaВb с глазами темно-красного цвета. Во втором поколении будет наблюдаться расщепление 9:7 (рис. 29 - 8). В зависимости от того, как взаимодействуют гены при формировании признака, могут наблюдаться и другие типы расщепления, например, 9:4:3, 13:3, 12:3:1.

В гибридологическом анализе используют также **реципрокные** (лат. *reciprocus* - взаимный) **скрещивания**, при которых из одной линии берутся и самцы, и самки и скрещиваются с самками и самцами другой линии (рис. 29 - 9). Реципрокные скрещивания позволяют выявить **сцепленное с полом наследование**, т.е. гены, расположенные в той половой хромосоме, которая присутствует и у самцов, и у самок. На рис. 29 - 9 видно, что рецессивный ген белой окраски глаз, расположенный в Х-хромосоме плодовой мушки, проявляет себя уже в первом поколении гибридов, потому что в Y-хромосоме нет гомологичного ему гена.

Для некоторых организмов, например человека, наследование признака можно установить, проводя **генеалогический анализ**, или **анализ родословных** (рис. 29 - 10).

### Вопросы

- У родителей (отец со второй группой крови, мать с третьей) родился ребенок с первой группой крови. Какая группа крови может быть у других детей данной супружеской пары, и с какой вероятностью?
- Какое расщепление получится в анализирующем скрещивании гетерозиготы по трем генам?
- Проведите анализ родословной, представленной на рис. 29 - 10, и укажите генотипы всех особей.

### § 30. Организм и окружающая среда

Организм контактирует с другими организмами и тем или иным способом реагирует на внешний мир и воздействует на него. Можно говорить, что у каждой особи есть **окружающая среда**, из которой она черпает вещество и энергию, получает информацию.

Все факторы, которые тем или иным способом определяют возможности существования и размножения организмов, обычно называют **экологическими** (греч. oikos - дом, родина). **Биотические факторы** проявляются в различных формах внутривидового и межвидового взаимодействия особей. Факторы, прямо не связанные с жизнедеятельностью других живых существ, такие как солнечная радиация, температура и др., называют **абиотическими**.

В качестве самостоятельной группы можно выделить **антропогенные факторы**, т.е. те воздействия со стороны человека, которые приводят к изменению образа жизни, численности, жизнеспособности других организмов.

Под влиянием факторов окружающей среды в организмах могут происходить мутации - случайные изменения генетической информации, которые передаются по наследству.

Каждая особь приспособлена к существованию в каких-то пределах изменений того или иного фактора. Этот диапазон часто называют **зоной толерантности** (лат. tolerantia - терпение) (рис. 30 - 1). Именно в этом диапазоне условий организмы способны поддерживать свой **гомеостаз** – относительное постоянство состава и свойств (греч. homoios - одинаковый и stasis – состояние).

Когда сочетание этих факторов удачно, то говорят, что условия **оптимальны** (лат. optimum - наилучшее). Если же организмы живут у самого предела возможного, то такие условия называют **пессимальными** (лат. pessimum - наихудшее). Для каждого вида живых существ условия существования различаются. Разнообразны и конкретные приспособления к этим условиям.

Формирование многих признаков организма зависит от условий окружающей среды. Фенотипические различия, которые вызываются внешними факторами у особей с одинаковым генотипом, называются **модификациями** (от лат. modus - вид и facio - делаю).

Включение синтеза фермента  $\beta$ -галактозидазы у кишечной палочки при появлении лактозы в питательной среде (§20) - типичный пример модификаций. Хорошо известны модификации, вызванные количеством и качеством питания, у растений и животных. Примером модификаций у человека могут служить фенотипические изменения, вызванные физическими нагрузками.

Модификации могут быть вызваны и многими другими внешними факторами: температурой, влажностью и т.д. (рис. 30 - 2). Особенно ярко модификации проявляются, если развиваются у растущего организма, например, недостаток витамина D в питании ребенка приводит к рахиту, последствия которого остаются на всю жизнь. Чем сильнее действие вызывающего модификацию фактора, тем ярче она выражена.

Как правило, модификации являются адаптивными и позволяют организму лучше приспособиться к внешним условиям (рис. 30 - 2).

Формирование ряда признаков организма не зависит от условий внешней среды. В таких случаях говорят об узкой **норме реакции признака**, в противоположность широкой норме реакции тех признаков, которые проявляются по-разному в различных внешних условиях.

Для того, чтобы бороться с заболеваниями человека, очень важно установить природу заболеваний: является оно наследственным или зависит от среды. Один из методов, используемый для этого, - анализ близнецов, или **близнецовый метод**. Он основан на том, что есть два типа близнецов: разнояйцевые, родившиеся из одновременно созревших яйцеклеток, оплодотворенных каждая своим спермием. Кроме того, иногда рождаются однайцевые близнецы, которые развились из разных бластомеров, и имеют одинаковый генотип. Формируют две группы пар: однайцевых близнецов, живущих в разных условиях, и разнояйцевых близнецов, живущих вместе, в одних и тех же условиях. При сравнении частот, с которыми заболевание встречается одновременно у обоих членов пары, выясняется природа заболевания.

Взаимоотношения организма и среды крайне сложны и определяются взаимодействием огромного количества факторов. Если значение хотя бы одного фактора резко отличается от допустимого, то это обычно приводит либо к гибели, либо резкому снижению жизнеспособности особи. Такие факторы называют **лимитирующими**.

Этот эффект известен как **закон Либиха**, или **закон лимитирующих факторов**: даже единственный фактор за пределами области своего оптимума приводит к снижению жизнеспособности особи и в конце концов - к ее гибели. Автор этого заключения - немецкий химик Юстус Либих - утверждал, что урожай зависит от того вещества, которое имеется в недостаточном количестве.

Главнейший из абиотических факторов - **солнечная радиация**. Он связан с общим количеством солнечной энергии, поступающей на какой-то участок поверхности Земли. Наиболее важен он для фотосинтезирующих организмов. Кроме того, этот фактор значительно влияет на характер распределения температуры, осадков.

До живых существ доходит только часть солнечного излучения с длинами волн от 0,29 до 3 мкм. В поступающей энергии чуть меньше половины приходится на видимый свет (0,39-0,76 мкм). Фотосинтетическая система растений поглощает излучение преимущественно между 0,38 и 0,74 мкм (§ 13). Ультрафиолетовые лучи с длиной волны короче 0,29 мкм губительны для большинства живых организмов, но, к счастью, они поглощаются озоновым слоем Земли.

Как растения, так и животные по-разному относятся к свету. Некоторые из них предпочитают высокую освещенность, например, степные злаки, многие сорняки, а такие, как сныть, лучше развиваются в тени. Кроме того, многие различаются по своему отношению к ритмике освещенности. Одни любят

короткий световой день (например, хризантемы), а другие - длинный (лен, овес и др.).

Температура, или в общем виде **теплообеспеченность**, принадлежит к числу наиболее известных и понятных каждому экологических факторов.

Для наземных животных и растений обычные пределы существования располагаются между  $-70$  и  $+55^{\circ}\text{C}$ , для обитателей континентальных вод - от  $0$  до  $93^{\circ}\text{C}$ , а для жителей морей и океанов - от  $-3,3$  до  $36^{\circ}\text{C}$ . Чаще всего тот или иной организм способен существовать в более узких границах. Вместе с тем некоторые прокариоты обитают в горячих источниках на дне океана, температура выбросов которых может превышать  $+100^{\circ}\text{C}$ .

Для большинства живых существ важна и продолжительность теплого периода, определяющая количество возможной накопленной энергии. Не случайно общая плотность организмов гораздо выше в тропических широтах.

**Количество осадков и влажность** также существенны для всех организмов. Поэтому наземные растения, грибы и животные часто предпочитают жить в местах, где выпадает достаточно много осадков и велика влажность воздуха или почв. У них также появляются специальные приспособления к извлечению воды из воздуха, почв, других живых существ и к ее сбережению. Таковы очень длинные корни, плотные покровы и уменьшенные листья пустынных растений. Животные засушливых районов также экономят влагу и нередко используют так называемую метаболическую воду, полученную в результате окисления жиров (§ 3).

Для многих деревьев необходимо не менее  $750$  мм осадков в год. Значительное количество влаги используется и культурными растениями: так, зерновые нуждаются в  $365-760$  мм осадков.

Существование многих водных животных и растений связано с **океаническими течениями**, их скоростью, направлением, сезонными изменениями. **Давление воздуха и воды** также принадлежит к числу ведущих экологических факторов. В морях и океанах резкое увеличение давления воды с глубиной ограничивает возможность существования многих организмов. Некоторые животные, способные обитать на больших глубинах, гибнут при извлечении на поверхность.

**Состав почв и горных пород** заметно влияет на различные растения и грибы, в меньшей степени это относится к животным. Этот экологический фактор является сложным. Его воздействие связано как с насыщенностью влагой, так и с химическим составом почв и горных пород. Распространение многих растений четко отражает распределение некоторых химических элементов или соединений. Особенно известна приуроченность к известнякам и засоленным почвам.

С почвами и подстилающими их горными породами (а также с почвенными и напочвенными водами) связано накопление и перераспределение жизненно важных химических элементов и их соединений.

Практически для всех растений крайне важны азот, фосфор, сера, калий, кальций и магний, а также железо, марганец, цинк, медь, молибден, бор и хлор, реже - натрий, кобальт, алюминий, кремний.

Химический состав почв обычно определяет их кислотность (рН). Различные растения предпочитают разную кислотность почв, например, мать-и-мачеха тяготеет к нейтрально-щелочным почвам, а ель и осина - к слабокислым. Некоторые могут быть приспособлены к очень специфическим условиям: например, расти на засоленных почвах и при этом накапливать соли.

**Соленость воды** определяет жизненные возможности многих обитателей водоемов. Часто прослеживается приспособление к узкому диапазону солености: например, солоноватым водам в устьях рек (таковы береговые крабы, некоторые двустворчатые моллюски) (рис. 30 - 3).

Для многих групп животных и растений важным экологическим фактором является **огонь**, в первую очередь пожары. Так, семена некоторых растений могут прорасти только после воздействия пламени. В последние годы прослежена и экологическая роль естественного **электромагнитного поля** и **ионизирующей радиации**. Выявлено и воздействие этих факторов на состояние отдельных особей, в том числе человека.

Биотические факторы также весьма разнообразны. Взаимодействуют друг с другом особи как одного вида, так и принадлежащие разным видам. При таких взаимоотношениях, как **хищничество**, **паразитизм**, **растительоядность (фитофагия)**, одна особь поедает другую (или повреждает ее) и тем самым либо уничтожает ее, либо снижает жизнеспособность и возможность самовоспроизведения (рис. 30 - 4). **Конкуренция** (от лат. *conscito* - сталкиваюсь), когда особи не могут поделить что-либо существенное для их жизни (гнездовой участок, пищу, самку и т.д.), также ограничивает возможность успешного размножения части особей.

Другие последствия имеет **мутуализм** (лат. *mutuus* - взаимный) - взаимовыгодное сожительство или взаимовыгодная связь разных особей, когда одна особь фактически помогает другой выжить или расселиться.

Антропогенные факторы связаны с воздействием человека на другие живые организмы. Это влияние очень часто носит косвенный характер (например, выброс углекислого газа, соединений серы промышленными предприятиями). Фактически по своему характеру почти все типы воздействия человека можно уподобить естественным абиотическим и биотическим факторам. Но в отличие от природных факторов влияние человека может быть гораздо более быстрым и мощным, а, кроме того, необычным для данного места.

Различные внешние факторы могут повреждать молекулы ДНК и таким образом менять находящуюся в клетках информацию. Эти факторы называют **мутагенами**. К ним относятся в первую очередь ионизирующие излучения, ультрафиолетовый свет и различные химические вещества. В последние годы выяснилось, что мутации могут вызываться вирусами.

Мутации неспецифичны. Один и тот же мутаген может приводить к изменению самых различных признаков организма.

Если мутации возникают под действием мутагенов, то говорят о **индуцированных мутациях**, противопоставляя их **спонтанным мутациям**, которые возникают в результате случайных ошибок в работе молекулярных механизмов репликации и репарации.

Мутация может проявиться в выпадении или вставке нуклеотидов, замене одних нуклеотидов на другие. Может произойти перемещение достаточно длинной нуклеотидной последовательности из одного участка ДНК в другой (в случае вирусной инфекции происходит встраивание вирусной ДНК). Мутациями являются хромосомные перестройки и изменение числа хромосом при полиплоидии (§19).

Различают **соматические** и **генеративные мутации**. О судьбе мутаций, происходящих в соматических клетках, мы уже говорили в §24. Что касается генеративных мутаций, то они возникают в половых клетках и проявляются у потомков.

Подавляющее большинство вновь возникающих мутаций нарушают нормальную работу организмов, часто приводя к его гибели или резко снижая его жизнеспособность. Однако некоторые мутации сохраняются в ряду поколений и вместе с рекомбинационной изменчивостью создают огромное разнообразие организмов.

## Вопросы

- Что такое экологические факторы? В чем состоят различия между абиотическими и биотическими факторами? Приведите примеры.
- Из курсов ботаники и зоологии вспомните примеры лимитирующих факторов.
- Приведите примеры антропогенных факторов
- Отметьте в таблице, к какому типу относятся различные экологические факторы:

Экологические факторы	Биотические	Абиотические	Антропогенные
Электромагнитное излучение			

Ионизирующая радиация			
Температура			
Состав почв			
Состав почвенных вод			
Давление воды			
Хищничество			

- Сравните мутации и модификации, заполнив таблицу:

Характеристики	Модификации	Мутации
Наследуются или не наследуются		
Один и тот же внешний фактор вызывает одинаковые изменения или разные		
Степень изменения признака зависит от силы внешнего воздействия или нет		
Могут исчезать после прекращения действия внешнего фактора или нет		
Имеют адаптивное значение или нет		

- Как вы думаете, какие вирусы могут являться источником мутаций?
- Какая мутация привела к возникновению серповидноклеточной анемии (§6)?

## Глава III. Популяции и виды

Особи одного вида обладают общим **генофондом**, т. е. общей совокупностью генов и их аллелей, которые постоянно перераспределяются при половом размножении или в результате полового процесса (§§26-27).

Организмы, принадлежащие к одному виду, имеют одинаковые приспособления к окружающей среде, существуют в очень близких условиях и распределены внутри определенного **ареала** (лат. area - пространство), или области обитания.

В пределах ареала особи вида расселены неравномерно. Обычно можно выделить участки, на которых они образуют плотные группы. Между ними представители данного вида встречаются редко или не встречаются вообще. Вероятность контакта особей внутри подобной группы гораздо выше, чем организмов из соседних групп. Такие более или менее изолированные поселения особей одного вида называют **популяциями** (лат. populus - население).

Особи внутри популяции генетически разнообразны и в разной степени приспособлены к окружающей среде. Благодаря разнообразию популяция способна существовать длительное время, возобновляясь за счет особей новых поколений.

Вопросы, связанные с взаимоотношениями особей одного вида, их пространственным и временным распределением относительно друг друга и по отношению к внешним условиям изучаются **популяционной биологией**. Ее основы были заложены в 20-30-х годах XX века Феодосием Добржанским, Сьюэллом Райтом, Сергеем Сергеевичем Четвериковым и другими.

### §31. Генетическая и фенотипическая структура популяции

Популяции всех видов, размножающихся половым путем, генетически неоднородны. Это означает, что любая особь из популяции обычно отличается от любой другой как по своему генотипу, так и по фенотипу.

Каждая популяция имеет свой специфический набор генотипов, свой генофонд.

Для характеристики популяции можно использовать **частоты аллелей** (количественное соотношение аллелей одного гена) и **частоты генотипов**.

Эти частоты характеризуют **генетическую структуру** популяции. Для описания популяции могут быть так же использованы признаки, имеющие несколько четко различимых вариантов, наследование которых определяется одним или несколькими генами. Их описание и анализ обычно не представляют особых трудностей. Такие признаки вслед за датским биологом Вильгельмом Иогансеном можно называть **фенами**. Их частоты отражают **фенотипическую структуру** популяции.

У ряда видов выделены немногочисленные четко различающиеся формы, так называемые **морфы**. Например, красные и черные формы у многих божьих коровок (рис. 31 - 1), разное количество полос на раковинах некоторых наземных моллюсков (рис. 31 - 2). Все это проявления **полиморфизма** (т.е. многообразия). Полиморфизм можно наблюдать по самым различным дискретным признакам не только морфологическим, но и физиологическим, биохимическим, поведенческим.

Изучение популяций часто показывает полиморфизм по белкам, в частности, ферментам, которые выполняют одинаковую функцию в клетках, но немного отличаются по первичной структуре и, следовательно, по электрофоретической подвижности. Их называют **изоферментами**.

В популяции можно наблюдать изменчивость и по количественным признакам. Она имеет непрерывный характер. Например, рост или вес особей популяции (рис. 31 - 3). Распределение особей с количественными признаками обычно имеет колоколообразную форму. Наиболее многочисленная группа представлена особями со средним значением признака.

Многие признаки носят приспособительный характер. Например, наличие нескольких цветовых форм у двуточечной коровки (рис. 31 - 1) трактуется следующим образом: красная окраска связана с приспособлением к успешной зимовке, а черная - это адаптация к интенсивному размножению летом.

У наземных улиток из рода цепэа (рис. 31 - 2) существует три типа окраски (желтая, коричневая и розовая) и 7 вариантов полосатости (от ее отсутствия до 6 отчетливых полос). Установлено, что эти признаки имеют различную приспособительную ценность, обеспечивая маскировочную окраску. Наиболее заметные особи чаще истребляются хищниками, например, дроздами. Коричневая же окраска связана с более прохладными местообитаниями.

Хорошо известен полиморфизм по группам крови у человека (§25). Если сопоставить группы людей из разных мест, можно видеть весьма существенные различия. Так, в Западной Европе преобладает группа А, среди индейцев Северной Америки необычно много людей с группой крови 0, а в Средней Азии и Сибири увеличена доля обладателей группы В (рис. 31 - 4). Считается, что группы крови связаны с различной устойчивостью к ряду заболеваний и отличия в частотах аллелей являются следствием избирательной гибели людей во время эпидемий.

В популяциях ползучего клевера выявлен полиморфизм по способности выделять синильную кислоту при нарушении целостности тканей. Это свойство

части растений, видимо, носит защитный характер и основано на ферментативной реакции одного из соединений, связанной с образованием цианистого водорода.

Фенотипическое разнообразие особей внутри популяций является следствием генотипической неоднородности.

Однако в природе можно встретить популяции, в которых значительная часть особей генетически однородна. Это популяции организмов, размножающихся бесполом или партеногенетическим путем. Так, некоторые сосудистые растения имеют четко выраженную клональную структуру популяций, когда все поселение состоит из вегетативных потомков одной или немногих родительских особей. Это, например, знаменитая секвойя вечнозеленая. После отмирания старого дерева из корневой поросли образуется новая группа особей и т.д. Такие клоны могут существовать тысячелетия, а доля особей, принадлежащих в одному клону (т.е. генетически однородных), может достигать 80%. Подобные примеры известны и для других растений. Так, один клон североамериканской осины занимал территорию в 40 га и включал 47 тысяч особей.

Своеобразие генетической структуры каждой популяции определяется, во-первых, так называемым **эффектом основателя**, т.е. генофондом тех особей, которые когда-то ее сформировали, во-вторых, текущими изменениями, которые для каждой популяции протекают по-разному.

В качестве примера можно привести одну из замкнутых баптистских общин в Пенсильвании (США), изначально малочисленную и изолированную. Ее члены оказались резко отличными как от населения восточной части США, так и Германии, откуда они эмигрировали, по многим признакам, в частности, по соотношению аллелей определяющих группы крови:

Популяция	Частота аллелей		
	$\Gamma^A$	$\Gamma^B$	$\Gamma^0$
Германия	0,29	0,07	0,64
США (восточная часть)	0,26	0,04	0,70
Баптистская община	0,38	0,02	0,60

Изменение частот аллелей может идти в результате мутационного процесса. Возникающие мутации, как правило, являются рецессивными. Большая часть мутантных аллелей является неблагоприятными, в том числе и летальными (лат. *letal*is - смертельный). Это так называемый **генетический груз** популяции. Пока их частота невелика и они находятся в гетерозиготном состоянии, они не проявляются фенотипически. С.С.Четвериков подчеркивал, что каждая популяция "как губка" накапливает огромный фонд скрытых мутаций.

В 1928 году он опубликовал работу "Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы". В природной популяции было отловлено более 300 самок плодовых мушек *Drosophila melanogaster*. Они отложили яйца в лабораторных условиях (каждая в свою пробирку), и из них вылупились мухи, которые потом скрещивались между собой (потомки каждой самки скрещивались только между собой, а не с потомками других самок). Такое скрещивание позволяет выявить рецессивные аллели (фенотипически проявляющиеся только в гомозиготе), так как у потомков близкородственных скрещиваний гены часто оказываются в гомозиготном состоянии.

В исследовании Четверикова оказалось, что мухи, полученные путем близкородственных скрещиваний, гомозиготны по рецессивным мутациям (это проявляется в наличии у них необычных признаков). Это означает, что и родители, и отдаленные предки этих мух - фенотипически нормальные насекомые, отловленные в природных популяциях, содержали в своем генотипе мутации в гетерозиготном состоянии. Четвериков показал, что часто таких мутаций очень много и что любая особь гетерозиготна по большому числу рецессивных мутаций.

Если мы будем исследовать какую-то конкретную популяцию, то обнаружим, что ее фенотипическая и генетическая структуры могут оставаться постоянными в течение длительного времени. Ключ к пониманию этого явления лежит в свободном скрещивании диплоидов. Это было установлено С.С. Четвериковым.

Простейшая модель, позволяющая это понять, связана с так называемым **принципом**, или **правилом Харди-Вайнберга**. Его суть состоит в том, что при неограниченно большом размере популяции, **панмиксии** (греч. *pan* - всё, *mixis* - смешивание), т.е. неограниченной возможности перекрестного скрещивания, отсутствии мутаций, отбора, миграций (а также перекрывания поколений) частоты генотипов диплоидных обоеполюх организмов будут сохраняться постоянными на протяжении многих поколений.

Рассмотрим эту модель. Есть два аллеля одного гена (соответственно *A* и *a*). Если частота аллеля *A* в популяции равна *p*, то частота аллеля *a* будет равна  $1 - p = q$ . Фактически эти частоты (*p* и *q*) равны вероятностям образования соответствующих гамет. Тогда после

формирования зигот в следующем поколении частота генотипа AA будет  $p^2$ , генотипа aa -  $q^2$ , а гетерозигот -  $2pq$  (рис. 31 - 5). Несложно рассчитать, что в следующем поколении эти соотношения останутся прежними. Таким образом поддерживается в равновесии значительное генетическое разнообразие любой популяции диплоидных организмов, размножающихся половым путем.

Очевидно, что в природе условия соблюдения правила Харди-Вайнберга никогда не выполняются, так как, во-первых, невозможно существование неограничено больших популяций, во-вторых, каждая популяция в природе подвергается разнообразнейшим воздействиям и, в-третьих, обычно отсутствует возможность скрещивания между любыми двумя особями. Тем не менее, в природных популяциях часто легко можно определить частоты аллелей, пользуясь данными о частотах генотипов.

При сравнении популяций человека кроме АВ0-системы, часто используется MN-система (рис. 31 - 6). Она очень удобна для анализа, так как существует всего два аллеля: М и N, и гетерозиготы отличаются по иммунным характеристикам от обеих гомозигот. Легко можно проверить соответствие числа наблюдаемых генотипов соотношению Харди-Вайнберга. Например, в одной из популяций было проанализировано пять тысяч особей и полученные результаты проверены на соответствие теоретически ожидаемым частотам:

Численность генотипов	Группа крови			Общая численность
	М	MN	N	
Наблюдаемая	1515	2474	1011	5000
Ожидаемая	1512,5	2475	1012,5	5000

Использование специального математического метода показало, что с вероятностью 99,9% наблюдаемое соотношение соответствует теоретически ожидаемому при  $p=0,55$ ,  $q=0,45$ .

Серьезные отклонения от равновесия по Харди-Вайнбергу вызывает неслучайность скрещивания, в частности инбридинг. Пусть некая популяция в исходном поколении состоит исключительно из гетерозигот  $Aa$ , размножающихся с помощью самооплодотворения. В первом поколении соотношение генотипов составит:

$AA$  - 25%  
 $Aa$  - 50%  
 $aa$  - 25%.

В последующих поколениях будет наблюдаться равномерное сокращение доли гетерозигот, а в седьмом поколении они уже почти исчезнут. Произойдет **гомозиготизация** популяции. Следует отметить, что частоты аллелей при этом не изменятся.

Выдающуюся роль в изменении генофонда часто играют случайные (т.е. независимые от приспособленности генотипов)

процессы. У многих животных и растений - это, конечно, межпопуляционное расселение.

Другое широко распространенное явление - это **генетико-автоматические процессы**, или **дрейф генов**, сущность которого была установлена одновременно американским генетиком С. Райтом и нашими соотечественниками Николаем Петровичем Дубининым и Дмитрием Дмитриевичем Ромашовым. Дрейф генов обычно приводит к снижению разнообразия генофонда и изменению соотношения частот аллелей. Он является следствием резкого сокращения численности популяции в результате стихийного бедствия (внезапного похолодания, пожара, эпидемии и т.п.). Оставшиеся немногочисленные особи, во-первых, представляют только небольшую часть исходного генофонда, а во-вторых, резко увеличивается вероятность близкородственного скрещивания и соответствующей гомозиготизации. Чем меньше размер исходной популяции, тем больше вероятность случайных перестроек.

Распределение частот аллелей и соответственно фенотипов может быть использовано для математической оценки сходства популяций и соответственно для оценки возможных связей между соседними и удаленными друг от друга поселениями одного вида. Способов такой оценки много, а результаты анализа получающихся показателей часто очень интересны. Нередко они подтверждают представления о значительной обособленности популяций даже активно мигрирующих видов.

## **Вопросы**

- Что такое генофонд, частоты генотипов, частоты аллелей?
- Можно ли утверждать, что фенотипическое разнообразие полностью отражает генетическое разнообразие? Поясните.
- Существует исходная популяция, в которой все особи гетерозиготны (**Aa**). Гомозиготы по рецессивному аллелю имеют пониженную приспособленность по сравнению с гетерозиготами и доминантными гомозиготами. Какой будет частота аллелей **A** и **a** через 5 поколений, если в каждом поколении половина особей с генотипом **aa** погибает, не давая потомства?
- Рассчитайте соотношение генотипов вплоть до седьмого поколения в потомстве гетерозиготного растения при условии самооплодотворения.

## **§32. Пространственно-временная, поло-возрастная и функциональная структура популяции**

Каждую популяцию можно охарактеризовать не только по генотипам и фенотипам входящих в нее особей, но и по другим параметрам. Важными показателями являются **численность** особей и **плотность** их размещения. Характер пространственного размещения особей и то, как оно меняется со временем, отражает **пространственно-временную** структуру популяции.

Обычно в состав популяции входят особи, принадлежащие к разным полам (у раздельнополых организмов) и находящиеся на разных стадиях жизненного цикла. Следовательно, можно говорить о ее **поло-возрастной структуре**.

Популяции животных с элементами общественного поведения характеризуются **функциональной структурой**, отражающей разделение ролей между членами популяций.

Внутри популяции особи могут распределяться равномерно, случайным образом или мозаично, т.е. образуя скопления на отдельных участках. Часто генетически единая популяция разделяется в пространстве на **субпопуляции**.

Существование внутривидовых пространственных структур определяется в первую очередь тем, что даже самый маленький участок поверхности Земли неоднороден. Для почвенных насекомых и клещей длиной меньше нескольких миллиметров существенными могут быть различия в микрорельефе высотой и шириной в несколько сантиметров (рис. 32 - 1). Часто плотность распределения особей зависит от количества корма и контролируется специальными механизмами. Один из них - это **территориальность**, явление, связанное с защитой определенного участка от других особей того же вида.

Занимая определенный участок, самцы многих видов животных защищают его от приближающихся самцов своего вида и стараются привлечь на него самку. У млекопитающих они метят границы участка своими выделениями. У птиц обычно допустимая дальность для соседа определяется по слышимости пения самца. Иногда территориальность характерна для целой семьи или стада (рис. 32 - 2).

В какой-то степени сходное явление - это регуляция размещения в пространстве растений одного и того же вида с помощью биологически активных веществ, которые большинство растений выделяют в окружающую среду. Например, шалфей так сильно воздействует на другие растения, что вокруг его куртин образуются голые участки. Часто подобная регуляция осуществляется более простым путем: многие растения не способны развиваться в тени своих более зрелых родичей.

На одной и той же территории могут существовать фактически разные популяции. Например, у лососевых рыб, которые размножаются в

двухлетнем возрасте, нерест происходит в одних и тех же реках, популяции четных и нечетных лет не смешиваются друг с другом.

Другим подобным примером являются семнадцатилетние и тринадцатилетние цикады в Северной Америке, получившие соответствующие названия от количества лет, занимаемых личиночной стадией. В одном районе часто живут представители нескольких популяций, взрослые формы которых появляются в разные годы и, следовательно, не скрещиваются друг с другом. Тем не менее обычно есть особи, вылупляющиеся не в свое время. Таким путем обеспечивается обмен генетической информацией между популяциями разных лет.

Популяции могут занимать различные местообитания на одной и той же территории. Их называют **экологическими расами** (итал. *razze* - порода). Например, яблонная плодожорка, завезенная когда-то с культурной яблоней в Северную Америку, через 26 лет освоила и грецкий орех. Позже была выявлена раса, заселяющая груши. Взрослые особи спариваются на растении-хозяине и здесь же откладывают яйца. Обмен генетической информацией между такими расами затруднен.

Поло-возрастная структура популяции в первую очередь характеризует такое важное ее свойство, как самовоспроизведение. Более простой структурой обладают популяции многих беспозвоночных животных с одним размножением в течение жизни и отсутствием перекрывания поколений.

Наиболее сложна поло-возрастная структура долго живущих и многократно размножающихся форм таких как крупные млекопитающие и деревья.

Поло-возрастную структуру оценивают, когда хотят определить судьбу популяции: находится она в стабильном состоянии или ей грозит вымирание. Не вызывающей беспокойства считается ситуация, когда молодых особей несколько больше чем старых (рис. 32 - 3). Очень низкая доля или полное отсутствие молодых особей должны вызвать большую тревогу, так как это означает, что естественное возобновление популяции приостановилось. Соотношение полов также является показателем нормального состояния популяции. Обычно количество мужских и женских особей примерно равно (рис. 32 - 3), при этом организмов мужского пола может быть несколько больше (особенно среди более молодых особей).

У многих живых существ поло-возрастная структура включает покоящиеся стадии, на которых происходит переживание неблагоприятных условий.

У большинства одноклеточных прокариот, протист, водорослей, споровых растений и грибов - это **споры** (греч. spora - семя). Возникают они по-разному, но обычно имеют плотные и надежные оболочки, защищающие от перепадов температур, влажности, воздействия различных химических веществ. Семена семенных растений во многом напоминают споры.

Фактически это резерв популяции, своего рода долговременные вложения. Так, в подмосковных лесах в почвах на 1 кв. м обнаружено до 750 жизнеспособных семян березы.

В жизненных циклах животных также нередко можно обнаружить покоящуюся стадию. Очень часто это яйцо (разные черви, членистоногие, моллюски, рептилии, птицы), снабженное прочными оболочками и богатое питательными веществами. Большая часть насекомых имеет дополнительную покоящуюся стадию - куколку, появление которой нередко приурочено к началу неблагоприятного периода.

В любой популяции в той или иной степени присутствует "разделение труда" между особями. В самом простом виде это определяется ее поло-возрастной структурой, так как молодые особи в основном накапливают энергию (за счет питания или фотосинтеза), а взрослые - ее расходуют, особенно при размножении. У многих животных такое разделение прослеживается очень четко. Таковы, например, насекомые с полным превращением (жуки, бабочки, мухи и др.), взрослые особи которых могут часто вообще не питаться.

Часто особи одной из возрастных стадий выполняют расселительную функцию. У многих морских беспозвоночных такой стадией является личинка, у других - специальное поколение (у ряда кишечнополостных - медузы, а у насекомых расселительной может быть взрослая стадия. У наземных растений расселительной стадией часто являются семена, нередко снабженные разнообразными приспособлениями в виде крылаток, парашютиков, зацепок и т.п. (рис. 32 - 4).

Обычно более четкое функциональное разделение прослеживается у животных со сложным поведением и образующим какие-либо группы (стаи, стада, семьи) внутри популяции.

В стаях и стадах четкого функционального деления особей нет. **Стая** - это, как правило, временное объединение животных для достижения какой-либо цели.

Группировки такого типа очень характерны для рыб, птиц и некоторых насекомых. **Стадо** же обычно объединяет особей на протяжении длительного промежутка времени или даже постоянно (дикие северные олени, павианы). В целом входящие в стадо животные выполняют все основные функции вида: питание, размножение, воспитание молодняка и т.п. Обычно выделяется какая-то особь (или их группа), которая определяет общее поведение стада: направление и скорость его перемещения, выбор места для ночевки или пастбы и т.п. Чаще всего это бывает наиболее опытная (либо самая сильная) особь.

В **семьях** функциональное разделение более четкое. Примером могут служить общественные насекомые. Как правило, их семьи включают самок и самцов, которые обеспечивают размножение, и рабочих, в обычной ситуации не размножающихся. (рис. 32 - 5). У термитов рабочие - это личинки, а у перепончато-крылых (некоторые пчелы, осы, муравьи) - особая группа самок (27). Среди рабочих также могут быть представлены разные функциональные группы, во многих случаях различающиеся по строению. Например, солдаты или специальные муравьи-бочки. В колониях же кишечнорастворимых функциональная специализация особей может быть настолько большой, что часто такие образования могут рассматриваться как единый супер-организм (рис. 32 - 6).

## Вопросы

- Что такое территориальность? Приведите известные вам примеры.
- Попробуйте определить, как изменится численность и какова будет половозрастная структура популяций через 50 лет (рис. 32 - 3), параметры рождаемости и смертности останутся прежними
- Какую роль в популяции играют различные функциональные группы?
- Вспомните ботанику и зоологию и приведите примеры переживания неблагоприятных условий различными организмами.

## § 33. Динамика популяции

Все популяции изменяются во времени. Меняется генетическая структура, наблюдаются колебания общей численности, соотношения мужских и женских особей, личинок и взрослых, активных и покоящихся стадий. Всю совокупность таких изменений обычно называют **динамикой популяции**. Зная динамику, можно оценить, что популяцию ждет в будущем.

На динамику любой популяции влияют многообразные абиотические и биотические факторы, как внешние, так и внутривидовые, в том числе особенности генофонда.

Увеличение числа особей в популяции зависит от рождаемости и смертности, т.е. переселения особей из других популяций, а уменьшение – от смертности и эмиграции.

В зависимости от динамики можно выделить два противоположных типа популяций: **стабильный** и **нестабильный**. В действительности между

ними есть все возможные переходы. Стабильный тип характерен в первую очередь для видов со значительной продолжительностью жизни, низкой средней плодовитостью и выживанием большей части потомков. Резких колебаний численности и других популяционных параметров обычно не наблюдается. Нестабильные популяции характеризуются очень резкими перепадами численности (обычно в десятки и даже сотни, а иногда и тысячи раз). Нередко они сопровождаются существенными изменениями других параметров. Такие популяции свойственны видам с небольшой продолжительностью жизни, очень высокой плодовитостью и значительной смертностью.

Примеры видов со стабильными поселениями - разнообразные древесные породы, крупные млекопитающие - слоны, тигры и др. Нестабильные популяции характерны для разнообразных насекомых и грызунов, а также многих травянистых растений.

Если использовать очень простую модель роста численности популяции, в которой через одинаковые промежутки времени количество особей удваивается, а гибель их не происходит, то можно видеть, что численность популяции будет возрастать резко, даже катастрофически. Так, если бактерия будет делиться каждые 20 мин, то при сохранении этих темпов через 36 ч ее потомки покроют весь земной шар слоем толщиной 30 см, а еще через 2 ч - 2 м!

Это так называемый экспоненциальный рост (рис. 33 - 1). Он описывается уравнением:

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где  $N_0$  - исходная численность,  $N_t$  - численность во время  $t$ ,  $e$  - основание натуральных логарифмов (2,7183),  $r$  - показатель, характеризующий темпы размножения (**врожденная скорость роста**, т.е. приращение численности за единицу времени в пересчете на одну особь).

Именно такие расчеты были когда-то использованы английским исследователем Томасом Мальтусом для оценки роста народонаселения на Земле.

Численность любой популяции может нарастать экспоненциально. Это в первую очередь справедливо для теоретических построений (рис. 33 - 1) как характеристика потенциально возможного роста популяции. В природе такой рост может иногда наблюдаться на отдельных этапах её развития.

Численность популяции зависит не только от рождаемости, но и от других факторов. В общем виде численность популяции в некое время  $n$  обычно оценивается по следующей формуле:

$$N_n = N_t + B - D + C - E,$$

где  $N_n$  - количество особей в момент  $n$ ,  $N_t$  - количество особей в предыдущий момент времени  $t$ ,  $B$  - число особей, родившихся в промежуток  $t-n$  (**рождаемость**),  $D$  - число погибших за это же время

(**смертность**),  $C$  - количество иммигрантов (особей, вселяющихся из других мест обитания) и  $E$  - количество эмигрантов (особей, покидающих популяцию) за этот же временной промежуток. Количество мигрирующих особей, как правило, в меньшей степени влияет на изменение численности по сравнению с величинами рождаемости и смертности.

У разных видов доля особей, доживших до репродуктивного возраста, различна: у бактерий она составляет миллионную часть процента, у млекопитающих - десятки процентов. Соотношение между рождаемостью и смертностью может быть представлено в виде **кривых выживания**.

Существует три основных типа этих кривых (рис. 33 - 2). Кривая I типа характеризует популяцию, в которой смертность особей очень мала вплоть до достижения ими какого-то критического возраста. Такой тип распределения свойствен многим насекомым, а также более или менее крупным млекопитающим. Кривая II типа соответствует постоянной, независимой от возраста, смертности. Это типично для бактерий, многих рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних трав. Кривая III типа отражает массовую гибель особей в начальный период их жизни и относительно низкую смертность зрелых особей. Такой тип распределения характерен для морских организмов с очень мелкими личинками, а также для ряда насекомых.

Значительный отпечаток на характер динамики популяции накладывает средняя продолжительность жизни особей в популяции и то, сколько раз они способны размножиться на протяжении своей жизни. Последнее, в частности, определяет, перекрываются ли разные поколения этого вида. Например, у большинства насекомых они не накладываются, а у большинства млекопитающих и деревьев - всегда перекрываются.

В регуляции динамики обычно участвуют и сложные физиолого-поведенческие механизмы. Например, в периоды наибольшей численности половозрелость у полевок-экономок может наступать на 9-11-й месяцы, а в период нарастания численности - на 20-25-й день!

Динамика популяций каждого вида во многом определяется и случайными процессами, такими как демографическая неопределенность (связанная со случайными изменениями в картине выживания и воспроизводства), средовая неопределенность (определяемая существованием непредсказуемых перемен погоды, других абиотических и биотических факторов), генетическая неопределенность (порождаемая случайными ненаправленными изменениями генетического состава популяций).

В качестве одного из регуляторов динамики популяции может выступать внутривидовая конкуренция. Ее значение резко возрастает, когда какой-либо ресурс (особенно пища) ограничен, а численность претендующих на него особей велика. В результате одна часть популяции выживает и дает потомство, а другая - гибнет (рис. 33 - 3). Динамика таких популяций хорошо описывается так называемой **логистической** (сигмоидной, S-образной) **кривой** (рис. 33 - 4, А). В этом случае характер роста популяции зависит от ее численности. С ее увеличением скорость роста падает, а кривая приближается к величине **К - поддерживающей емкости среды**, и выходит на плато. Это стабильные популяции.

Существуют виды, у которых изменение численности популяций отражает J-образная кривая (рис. 33 - 4, Б). Численность таких популяций вначале определяется величиной рождаемости и быстро увеличивается, превышая значение поддерживающей емкости среды. Затем смертность начинает преобладать над рождаемостью, и численность популяции резко снижается. У таких видов периоды нарастания и падения численности чередуются (нестабильные популяции). В результате можно наблюдать очень характерные циклические изменения численности (рис. 33 - 5).

Эти колебания численности популяций С.С. Четвериков назвал "волнами жизни". Волны жизни, или популяционные волны, могут приводить к генетическому дрейфу. Часто резкие колебания численности сопровождаются изменением границ популяций (рис. 33 - 6).

Двум типам популяционной динамики соответствуют две противоположные жизненные стратегии: **К** (от **К** - поддерживающей емкости среды) и **г** (от **г** - врожденной скорости роста). Стабильные популяции свойственны К-стратегам, а нестабильные - г-стратегам.

Основные различия между этими жизненными стратегиями приведены в таблице.

<b>Признак</b>	<b>г-стратег</b>	<b>К-стратег</b>
Численность популяции	Очень изменчива, может быть больше К	Обычно близка к К
Оптимальный тип климата и местообитаний	Изменчивый и(или) непредсказуемый	Более или менее постоянный, предсказуемый
Смертность	Обычно катастрофическая	Небольшая
Размер популяции	Изменчивый во времени, неравновесный	Относительно постоянный, равновесный
Конкуренция	Часто слабая	Обычно острая
Онтогенетические особенности	Быстрое развитие, раннее размножение, небольшие	Относительно медленное развитие, позднее

	размеры, единственное размножение, много потомков, короткая жизнь (менее 1 года)	размножение, крупные размеры, многократное размножение, мало потомков, долгая жизнь (более 1 года)
Способность к расселению	Быстрое и широкое расселение	Медленное расселение

Если число особей ниже какого-либо определенного предела (разного для различных групп), то их генетическое разнообразие может оказаться недостаточным для успешного существования популяции. Поэтому оценка численности широко используется в разработке мероприятий по охране природы, в частности для того, чтобы определить необходимость включения вида в число охраняемых. Например, для многих млекопитающих критической считается численность примерно в 200 особей репродуктивного возраста.

### Вопросы

- Какой тип динамики численности наблюдается в популяциях человека?
- Зачем необходимо оценивать численность популяции?
- Приведите примеры влияния абиотических и биотических факторов на изменение численности популяции?
- Проанализируйте рис. 33 - 5 и попытайтесь объяснить, почему колебания численности гусениц и рыси отстают по времени от таких колебаний растений и зайцев? Почему численность рыси всегда намного меньше численности зайцев?

### § 34. Вид как система популяций

Некоторые виды расселены чрезвычайно широко. Их ареалы могут охватывать сотни тысяч кв. км. На этой территории (или акватории) вид существует при различных сочетаниях экологических факторов и заселяет разнообразные участки. Чем больше ареал, тем больше это разнообразие. Разнообразны и генетические структуры популяций, так как каждая популяция существует в определенных эколого-географических условиях на протяжении многих поколений, ее генофонд сложился под влиянием этих условий.

Внутри ареала вида обычно есть район (или районы), где условия оптимальны. Здесь численность популяций велика и более вероятны миграции. На окраинах ареала вида популяции обычно занимают небольшие

участки, явно изолированы друг от друга и характеризуются генетическими различиями.

Миграции особей обеспечивают обмен генетической информацией между популяциями. Поэтому можно говорить о **виде как системе популяций**. Популяционные системы разных видов не похожи друг на друга.

Есть довольно большая группа широко расселенных видов, ареалы которых занимают сотни и даже миллионы тысяч кв. км (рис. 34 - 1). Среди них есть даже **космополиты** (греч. kosmopolites - гражданин мира). Но очевидно, что видов, расселенных по всей поверхности Земли нет. Есть формы, встречающиеся на всех континентах (кроме Антарктиды) либо во всех океанах. Их и называют космополитами. Таких видов немного. Большинство же форм ограничено в своем распространении каким-либо участком поверхности Земли - континентом или океаном, а чаще - каким-то меньшим районом. Есть, например, тундровые, степные и пустынные животные и растения (рис. 34 - 2).

Если весь ареал вида располагается внутри какого-то сравнительно небольшого района, то такой вид называют **эндемичным** (греч. endemos - местный). Эндемиков особенно много в горах (рис. 34 - 3). Хорошо известны многочисленные эндемики озера Байкал: разнообразные беспозвоночные, рыбы.

Когда вид заселяет участки, удаленные друг от друга на такое большое расстояние, что связь между ними явно невозможна, говорят о **разорванном ареале**. Чаще всего это связано с историческим разрывом первоначально единой области распространения. Существуют виды, часть ареала которых приурочена к лесным районам Европы, а другая - к Восточной Азии (рис. 34 - 4). Причины возникновения такого разрыва, по-видимому, связаны с былыми наступлениями ледников и разрушением когда-то единой широколиственно-лесной зоны. Другой пример - виды, расселенные в северной части континента (лесная зона) и в высокогорьях его юга. Вероятная причина разрывов такого типа - северо-южные смещения природных зон и их обитателей во время потеплений и похолоданий, которые приводят к колебаниям границ ареалов (рис. 34 - 5).

Как правило, там, где условия наиболее благоприятны, популяции вида занимают все или почти все пригодные участки, а ближе к краям ареала популяции разрежены и часто отстоят друг от друга на большие расстояния.

Для растений общая картина распределения поселений внутри ареала была впервые описана русским ботаником Василием Васильевичем Алехиным как **правило предварения**. Суть его заключается в том, что если вид в степной зоне живет на равнине, то севернее он встречается на хорошо прогреваемых южных склонах, а, распространяясь на юг, занимает северные склоны.

Несколько позже другой наш соотечественник - энтомолог Григорий Яковлевич Бей-Биенко установил правило **зональной смены местообитаний** (рис. 34 - 6). Так, если мы возьмем какой-то широко распространенный вид, например небольшое саранчовое - короткокрылого конька, и посмотрим, как его поселения распределены в разных частях ареала, то обнаружим следующую картину:

В северной части ареала поселения приурочены к сухим и возвышенным, хорошо прогреваемым участкам. Обычно они небольшие и удалены друг от друга. В центре области распространения популяции встречаются во всех пригодных местах. Численность особей обычно наиболее велика, а соседние поселения часто смыкаются. На юге же поселения вида смещаются во влажные и относительно прохладные местообитания, например, в речные долины, а иногда еще и в средне- и высокогорья.

Распределение популяций вида внутри ареала позволяет выявить районы, наиболее благоприятные (оптимальные) для его существования. В этих районах популяции наиболее многочисленны и расположены близко одна от другой.

Внутри ареала каждого вида можно часто обнаружить различия между популяциями, заселяющими его оптимальную часть, и краевыми. Для последних нередко свойственна повышенная доля гомозигот (результат инбридинга), совершенно своеобразные наборы признаков (очевидно, связанные по происхождению с небольшим набором основателей каждой из таких популяций).

У растений в своеобразных условиях формируются так называемые **экоципы**, т.е. наследственно закрепленные внутривидовые формы (рис. 34 - 7).

В каждой части области распространения можно наблюдать своеобразный характер связей между соседними популяциями: обмен генами где-то выражен лучше, где-то хуже или вообще отсутствует. Чем дальше поселения друг от друга, тем менее вероятен обмен генетической информацией между ними. Однако возможна ее передача по цепи поселений от одного края ареала до другого. Это означает возможность объединения некоторых популяций в группы и позволяет говорить об **иерархическом строении популяционной системы**.

Часто между популяциями, занимающими крайние положения в популяционной системе, можно проследить постепенный переход от одного варианта какого-то признака к другому, так называемую **клину** (греч. klino - наклонение) (рис. 34 - 8). Иногда различия между популяциями, заселяющими разные части ареала вида, могут быть очень

существенными, а клинальный переход может отсутствовать. Часто в таких случаях внутри вида выделяют **географические расы** (итал. *razze* - порода) или **подвиды**, т.е. группы более или менее обособленных популяций с присущими для них общими признаками.

## Вопросы

- Приведите примеры широко распространенных, эндемичных видов и видов с разорванным ареалом.
- Почему эндемиков много в горах?
- Какие случаи клинальной изменчивости вы знаете?
- Оцените, как будет изменяться доля нового рецессивного аллеля **a** в процессе его переноса от одной соседней популяции к другой приследующих условиях:
  - есть ряд из 5 популяций (А, Б, В, Г и Д),
  - каждая популяция состоит из 10000 особей,
  - расселение идет один раз в поколение и всегда группами по 1000 особей (т.е. в первом поколении - из А в Б, во втором - из Б в В и т.д.),
  - в популяции А частота аллеля **a** - 100%,
  - в популяциях Б-Д исходная частота этого аллеля равна 0,
  - свойства каждой популяции соответствуют условиям правила Харди-Вайнберга.

## §35. Вид и его экологическая ниша

Вид (как и любая популяция) может быть охарактеризован с экологической точки зрения как некое целое.

Именно для этого был введен термин **экологическая ниша**. Она описывает положение, которое вид занимает по отношению к другим видам и абиотическим факторам. По образному выражению американского ученого Юджина Одумма, экологическая ниша - это "профессия" вида, а местообитание - его "адрес".

Каждая такая ниша может быть охарактеризована по предельным значениям параметров, определяющих возможности существования вида (температуры, влажности, кислотности и т.п.). Если для ее описания использовать много ( $n$ ) факторов, то можно представить себе нишу как некий  $n$ -мерный объем, где по каждой из  $n$  осей отложены параметры соответствующей зоны толерантности и оптимума. Экологические ниши различаются у разных видов.

Совокупность приспособлений вида (в первую очередь морфолого-анатомических и поведенческих), позволяющих ему успешно существовать в тех или иных экологических обстановках, называется его **жизненной формой**. Часто разные виды (в том числе не родственные, но заселяющие

сходные местообитания) очень близки по жизненной форме, можно сказать, что они принадлежат к одному типу жизненных форм. Многие такие типы имеют хорошо знакомые всем народные названия, например, деревья, кустарники, грызуны и т.д.

Жизненная форма в значительной степени определяет экологические возможности вида. Часто по его облику можно определить характер его приспособления к окружающей среде. Так, например, насекомые, обитающие в кронах деревьев, обычно хорошо летают. Живущие на злаках организмы чаще всего узкие, вытянутые, нередко окрашены в соломенные или зеленоватые тона. Цветковые растения тундры обычно приземисты, а их почки возобновления спрятаны в почву.

Для растений (в первую очередь высших) известно несколько подходов к выделению жизненных форм. Наиболее часто используют классификацию, предложенную датским экологом Кристеном Раункиером и основанную преимущественно на положении органов возобновления (рис. 35 - 1):

**Фанерофиты** (греч. phaneros - открытый и phyton - растение) - это в основном деревья и кустарники, почки возобновления которых расположены высоко над поверхностью почвы и защищены от неблагоприятных воздействий чешуйками и иными подобными образованиями.

**Хамефиты** (греч. chamai - на земле) - невысокие растения - кустарнички и полукустарнички, почки их возобновления размещаются близко к почве, зимой они покрываются снегом; примеры хамефитов - брусника и черника.

**Гемикриптофиты** (греч. hemi - полу, kryptos - скрытый) - это травянистые многолетники. Их надземные части отмирают, прикрывая почти возобновления, находящиеся на уровне почвы; таковы крапива двудомная и одуванчик лекарственный.

**Криптофиты** - растения с почками возобновления или верхушками видоизмененных побегов, скрытыми под землей или в другом субстрате; это различные луковичные, клубненосные и корневищные виды.

**Терофиты** (греч. theros - лето) - однолетние растения, переживающие неблагоприятные условия на стадии семян или спор.

Разнообразие жизненных форм грибов невелико. Особенно важны свободноживущие формы, образующие крупные плодовые тела и существующие в мутуалистических отношениях с семенными растениями. Как правило, при этом образуется **микориза** (греч. mykes - гриб и rhiza - корень), связанная с формированием непосредственного контакта корней растений с грибами. Другая широко распространенная симбиотическая (греч. symbiosis - совместная жизнь) форма существования грибов - это лишайники - стабильные объединения грибов с водорослями или цианобактериями.

Еще одно характерная группа грибов - это плесени, небольшие быстроразвивающиеся грибы с мелкими плодовыми телами, использующие для питания различные богатые органикой субстраты. К ним близки другие водные и

наземные грибы, перерабатывающие мертвые остатки других организмов. Очень велико значение паразитических грибов, поражающих как растения, так и животных.

Многие типы жизненных форм животных очевидны, но общеупотребительных названий обычно не имеют. Удобно отдельно рассмотреть обитателей суши и вод. Для первых к числу наиболее распространенных жизненных форм относятся (рис. 35 - 2):

**Аэриобионты** (греч. aer - воздух) - активно летающие виды (многие птицы, летучие мыши, насекомые), обладающие приспособлением к полету.

**Дендро- и тамнобионты** (греч. dendron - дерево, thamnus - куст) - это обитатели деревьев и кустарников (многие млекопитающие, рептилии, насекомые, паукообразные). Чаще всего животные средних и мелких размеров, обычно способные к лазанию по веткам и стволам.

**Хортобионты** (греч. chortos - трава) - животные, живущие в толще травянистого покрова (многие насекомые, паукообразные, млекопитающие).

**Герпетобионты** (греч. herpeton - пресмыкающееся) - это обитатели подстилки и ее поверхности, в первую очередь насекомые, многоножки, клещи. Нередко они хорошо бегают, но не способны летать.

**Педобионты** (греч. pedon - грунт) - почвенные формы, в частности, некоторые насекомые, клещи, дождевые черви, млекопитающие, круглые черви. Такие виды обычно либо обладают копательными приспособлениями, либо имеют тонкое и длинное тело и способны как бы пронизывать почву. Но некоторые настолько мелки, что почвенные частицы не являются для них препятствием.

Животные и одноклеточные эукариоты, обитающие в воде, могут быть разделены на три основные группы жизненных форм (рис. 35 - 3):

**Планктобионты, или планктеры** (греч. planktos - блуждающий), - обычно мелкие и пассивно плавающие животные и одноклеточные, чаще всего сосредоточивающиеся в верхних слоях воды (ракообразные, жгутиконосцы, инфузории, диатомеи, различные личинки). Как правило, они обладают приспособлениями для парения в толще воды.

**Нектобионты** (греч. nektos - плавающий) - активно плавающие обитатели толщи воды (рыбы, водные насекомые, головоногие, крупные ракообразные).

**Бентобионты** (греч. benthos - глубина) - это формы, живущие на дне, даже нередко прикрепленные к нему либо закапывающиеся в грунт (многие кишечнополостные, моллюски, черви, мшанки, иглокожие).

Естественно, можно выделить и другие группы, например, обладающие приспособлениями к жизни в быстро текущих горных реках, обитателей коралловых рифов и т.п.

Известно, что одни виды способны существовать только в очень узких пределах условий, т.е. зона их толерантности (§ 30) узка. Это **стенобионты** (греч. stenos - узкий, bios - жизнь) (рис. 35- 4). Другие, наоборот, заселяют крайне разнообразные место-обитания. Последних часто называют **эврибионтами** (греч. euryus - широкий).

Реально можно говорить об экологической нише как общей сумме приспособлений вида, популяции или даже отдельной особи. Ниша - это

характеристика возможностей организма при освоении окружающей среды.

У многих видов на протяжении жизненного цикла фактически происходит смена экологических ниш, причем ниши личинки и взрослой особи могут различаться очень резко. Например, личинки стрекоз - типичные донные хищники водоемов, тогда как взрослые стрекозы, хотя и являются хищниками, но обитают в воздушном ярусе, изредка приземляясь на растения.

Экологическую нишу какого-то конкретного вида можно описать в виде своеобразной фигуры в n-мерном пространстве, где по каждой оси откладываются значения биотических и абиотических факторов, которые определяют жизнь особей вида (рис. 35 - 5). Обычно, по крайней мере, для животных, для описания экологической ниши достаточно трех оценок - место обитания, пища и время активности. Иногда говорят только о пространственной и трофической нишах. Для растений и грибов более существенно отношение к абиотическим экологическим факторам, временной характер развития их популяций и прохождение жизненного цикла.

Сравнение экологических ниш близких видов демонстрирует уникальность каждого из них (рис. 35 - 6).

Для каждого вида можно выделить **реализованную** и **потенциальную (фундаментальную)** экологические ниши. Первая характеризует экологическое n-мерное "пространство", в котором вид сейчас существует. Вторая - "пространство", в котором вид мог бы существовать, если бы на его пути не было бы каких-нибудь непреодолимых в данное время препятствий или важных врагов. Это особенно существенно для прогноза возможного расселения того или иного вида.

Часто новые популяции появляются за пределами свойственной виду области распространения в результате деятельности человека. Часть из них (особенно когда они оказываются в благоприятных условиях) формируют многочисленные поселения с высоким уровнем численности.

Многочисленны примеры переноса через Атлантический океан - из Евразии в Северную Америку и обратно. Из Северной Америки в Евразию были завезены и животные (ондатра, колорадский жук - рис. 35 - 7), и растения (синяк, люпин, американский клен). В противоположном направлении распространились зверобой продырявленный, бабочки - толстоголовка линейчатая и непарный шелкопряд. Даже ставший редким в Евразии и занесенный в "Красную Книгу" кузнечик - степная дыбка нашел благоприятные условия в Северной Америке.

При перекрывании экологических ниш друг с другом (особенно при использовании ограниченного ресурса, - например, пищи) может

начаться конкуренция. Поэтому если два вида сосуществуют, то их экологические ниши должны как-то различаться. Именно об этом говорит **закон конкурентного исключения**, основанный на работах русского эколога Георгия Францевича Гаузе: два вида не могут иметь в точности одну и ту же экологическую нишу.

Совокупность сосуществующих видов с очень похожими нишами в каком-либо сообществе называют **гильдией** (нем. Gilde - корпорация) (рис. 35 - 8). Живые существа, принадлежащие к одной гильдии, сильно взаимодействуют друг с другом и слабо - с остальными видами.

Виды, занимающие очень похожие ниши, но в разных районах, являются **экологическими эквивалентами**. Такие формы часто не родственны друг другу. Так, нишу крупных травоядных в прериях Северной Америки занимают бизоны и так называемые американские антилопы, в степях Евразии - сайгаки и дикие лошади, а в саваннах Австралии - крупные кенгуру.

## Вопросы

- Вспомните 20 видов комнатных и 20 видов огородных растений.
- Определите их жизненные формы по размеру и сравните распределения для тех и других. Попробуйте объяснить различия.
- Приведите примеры эври- и стенобионтов
- В каких случаях у одного вида может быть несколько резко отличающихся экологических ниш?
- Приведите примеры экологических эквивалентов среди растений и животных для лесных и пустынных местообитаний.
- Как называются жизненные формы личинок и взрослых особей стрекоз?

## Глава IV. Сообщества

Совокупность всех живых существ, населяющих участок суши или водоема, называют **сообществом**. Организмы в сообществе взаимодействуют друг с другом и с одними и теми же абиотическими факторами, образуя единую **экосистему**, в которой живые и неживые (**косные**) компоненты связаны потоками вещества и энергии.

В экосистемах также можно выделить компоненты, которые являются производными деятельности живых организмов, например, почвы. Их называют **биокосными телами**.

Термин экосистема, предложенный английским экологом Артуром Тенсли, очень широк. Можно говорить об экосистемах космического корабля и озера, Западно-Сибирской низменности и даже Земли в целом. Для обозначения природной экосистемы, занимающей определенную территорию (или акваторию) с однородными условиями, например, лесной луг, используют термин **биогеоценоз** (греч. bio-, ge - Земля и koinos - общий), предложенный русским экологом и ботаником Владимиром Николаевичем Сукачевым. Живые организмы, входящие в состав биогеоценоза, составляют **биоценоз**.

### § 36. Потоки вещества и энергии в экосистемах

Компоненты экосистемы связаны в единое целое потоками переноса вещества и энергии. Живые компоненты экосистемы, активно участвующие в этом переносе, организованы в **трофические** (греч. trophē - пища) **цепи**.

В основе трофической цепи лежит блок **продуцентов** (рис. 36 - 1), включающий живые существа - преобразователи солнечной энергии или энергии химических связей неорганических веществ в энергию связей органических соединений. Еще один блок - это **консументы** (лат. consumo - потребляю). Он включает формы, утилизирующие биологическую массу, созданную продуцентами. Как правило, за ее счет они увеличивают свою биомассу, тратя часть энергии на обеспечение своей жизнедеятельности.

**Редуценты** (лат. reduco - возвращающий) - это еще один важнейший функциональный блок биогеоценоза, включающий в свой состав живые организмы. Роль этого блока состоит в переработке всех погибших организмов, а также отходов их жизнедеятельности, которые постоянно накапливаются в экосистеме. Деятельность редуцентов тесно связана с такими блоками экосистемы, как опад и почвы.

При характеристике сообщества обычно используют такие показатели, как видовое богатство, численность, биомасса и продукция.

**Видовое богатство** - это общее количество видов живых существ в сообществе. Этот показатель позволяет оценить сложность каждого сообщества.

**Численность** - это количество особей на единице площади, объема или учета (иногда во всем сообществе).

**Биомасса** - это масса живых существ (или соответствующий энергетический показатель) в какой-то момент времени на конкретном участке земной поверхности. Она измеряется в единицах массы (тонны, килограммы и т.п.) на единице площади (гектар, кв. км и т.д.). **Продукция** - это количество биомассы (или соответствующей энергии), созданной на какой-либо единице площади за определенный промежуток времени (например - т/га в год или кДж/га в год).

Соотношение продукции и биомассы (П/Б) показывает скорость оборота биомассы, т.е. фактически интенсивность круговорота в экосистеме.

Более 90% продукции почти каждой экосистемы формируется за счет фотосинтезирующих организмов. В наземных и пресноводных экосистемах - это высшие (сосудистые) растения, в морских экосистемах - это одноклеточные организмы и настоящие водоросли (зеленые, красные и бурые), в некоторых биоценозах фотосинтез осуществляют прокариоты, в частности цианобактерии.

Нужно иметь в виду, что только часть первоначально зафиксированной энергии фиксируется в биомассе. Ее называют **чистой продукцией**. Остальная энергия тратится на дыхание, выделение и другие процессы. Кроме того, выделяют **первичную продукцию**, образуемую продуцентами, и **вторичную**, созданную при ее переработке (рис. 36 - 2). Чистая первичная продукция всей суши оценивается в 110-120 миллиардов тонн сухого вещества в год, морских экосистем - в 50-60 миллиардов тонн.

Жизнедеятельность хемосинтетиков (которые играют важную роль в некоторых экосистемах, например, океанических) характеризуется малым выходом энергии, поэтому они перерабатывают большое количество первичной "пищи". Например, железобактерии при образовании 1 г сырой биомассы окисляют 500 г сернокислого железа.

Основной путь фиксации солнечной энергии - это создание органической массы в результате фотосинтеза и последующих процессов (рис. 36 - 3). Роль продуцентов крайне велика и в процессе круговорота веществ. Кроме фиксации энергии, при формировании биомассы происходит накопление органических веществ, состоящих в первую очередь из углерода, водорода, кислорода и азота. Часть кислорода при фотосинтезе выделяется в атмосферу. В результате почти весь кислород в современной атмосфере является биогенным, т.е. связанным по происхождению с живыми существами.

Растения также накапливают и фиксируют в той или иной форме и другие химические элементы: почти во всех случаях - натрий, калий, кальций, магний, железо, медь, часто и в меньших количествах - стронций, литий, бор и другие элементы (§2).

Экологическая роль консументов состоит в переработке

биомассы, накопленной продуцентами, и создании новой, дополнительной биомассы. За счет продуцентов они увеличивают свою биомассу, тратя, естественно, часть энергии на обеспечение своей жизнедеятельности, в частности, выделяя ее в той или иной форме в окружающую среду (рис. 36 - 3). Фактически они перераспределяют вещество и энергию во времени и пространстве. Консументы не только используют биомассу предшественников для увеличения своей, но нередко просто разрушают ее, облегчая жизнь редуцентам.

К консументам принадлежит большинство животных, а также некоторые грибы, растения и прокариоты. Обычно среди них выделяют **консументов первого порядка**, использующих в пищу продуцентов, и **консументов второго порядка**, потребляющих консументов-первых (рис. 36 - 3). Консументов первого порядка чаще всего называют **фитофагами**, т.е. поедающими растения, а консументов-вторых - хищниками (если они полностью уничтожают жертву) или паразитами (если они используют ее ресурсы постепенно, не доводя жертву сразу до гибели).

Растительоядные животные обычно уничтожают до 2-10% чистой продукции лесных экосистем. В травянистых экосистемах эта доля может быть значительно выше - до 30-60, иногда даже до 90%. Иногда сказывается и косвенное воздействие фитофагов на блок продуцентов. Яркий пример такого влияния - вытаптывание травяного покрова при перевыпасе копытных.

Воздействие фитофагов очень часто избирательно. Некоторые из них питаются исключительно одним видом растений либо представителями одного семейства. Очень немногие фитофаги используют в пищу все доступные группы покрытосеменных. Часто это приводит к тому, что фитофаг значительно влияет на состояние популяции предпочитаемого растения. Известный пример - борьба со зверобоем продырявленным, который был случайно завезен в Северную Америку и стал там сорняком, вытеснившим из сообществ многие местные растения. Потребовался специальный завоз жука-листоеда, поедающего именно этот вид, для того, чтобы плотность его популяций стала низкой. Это позволило восстановить высокое видовое разнообразие местных растений.

Фитофагов можно уподобить хищникам, если они поедают растения целиком, например их семена и проростки, или паразитам, если они объедают отдельные части растений. Во многих случаях консументы-фитофаги, объедая растения, увеличивают скорость их роста, в том числе за счет активизации фотосинтеза, либо из-за стимуляции покоящихся почек возобновления.

Блок редуцентов представлен во всех типах экосистем: без него ни одно сообщество не могло бы функционировать. Но в разной обстановке он включает различные группы живых организмов.

В наземных экосистемах редуценты в основном сосредоточены в постилке и в верхней толще почвы, т.е. там, где накапливаются продукты жизнедеятельности продуцентов и консументов - мертвое органическое вещество (**опад**). Редуцентов много среди прокариот,

простейших, грибов, круглых и кольчатых червей, многоножек, клещей и насекомых.

Почвы наземных экосистем, так же как и илы водоемов, являются биокосными телами экосистемы. В почвах (в их верхних горизонтах - особенно в так называемом горизонте А) обычно накапливаются органические вещества, ниже - продукты их дальнейшего разложения до неорганических составляющих (горизонт В) (рис. 36 - 4). Фактически, будучи тесно связанными по происхождению с биоценозом, почвы обычно отражают историю смены экосистем на каждом конкретном участке. Их роль в функционировании экосистем также велика. Они являются средой обитания многообразных живых существ - от одноклеточных до довольно крупных многоклеточных (например, кротов), многие из которых принимают активное участие в разложении опада. Еще Чарлз Дарвин в 1888 году оценил роль дождевых червей в создании почвенного покрова на пастбище: по его данным, эти черви за 30 лет создали новый слой в 18 см толщиной. Каждый год дождевые черви оставляли 50 т экскрементов на 1 га.

Через почвы идет поток необходимых для жизнедеятельности растений веществ, и, наконец, обычно они включают в свой состав покоящиеся стадии разных групп живых существ (семена растений, яйца животных, споры простейших и т.д.). Это в значительной степени обуславливает то, что биокосные тела выполняют функции памяти экосистем.

Во многих экосистемах велика роль **копрофагов** (греч. kopros - помет) и **некрофагов** (греч. nekros - мертвый). Первые используют в пищу экскременты других животных, а вторые - их трупы. В Австралии после завоза из Европы рогатого скота на пастбищах начали образовываться целые залежи навоза, так как в местной фауне не было насекомых, которые были бы способны его перерабатывать. Пришлось специально завозить жуков-навозников из Африки.

Наличие четырех взаимосвязанных блоков: продуцент - консумент первого порядка - консумент второго порядка - редуцент прослеживается всегда. Именно эту функциональную цепочку имеют в виду, говоря о трофических, или **пищевых цепях** в экосистеме (рис. 36 - 3). Организмы, находящиеся на равном удалении от начала трофической цепи, относят к одному **трофическому уровню**.

Взаимоотношения между разными блоками экосистемы в общем виде могут быть продемонстрированы в виде **экологических (или трофических) пирамид**. Можно выделить три основных типа таких схем (рис. 36 - 5):

- 1) пирамида численности, отражающая соотношение количества особей в блоках этой цепи;
- 2) пирамида биомасс, показывающая, как соотносятся соответствующие биомассы;
- 3) пирамида продукции, демонстрирующая соотношение прироста биомассы. Эта пирамида всегда сужена к верхним трофическим уровням. Остальные два типа пирамид могут быть расширены в любой части.

Дополнительную сложность в устройство пирамид вносит обязательное присутствие паразитов и сверхпаразитов (т.е. паразитов паразитов).

На самом деле, лучше говорить о **трофических сетях** (см. рис. 36 - 6), так как реально связи между отдельными видами очень сложны и редко когда могут быть представлены в виде упорядоченных цепей без каких-либо разветвлений и пересечений.

На более высоких трофических уровнях разнообразие видов и их биомасса обычно меньше. Именно поэтому изъятие из экосистемы их представителей (например, консументов второго или третьего порядков, в первую очередь хищников) может привести к существенным изменениям сообщества, в том числе к резким перестройкам в соотношении разных групп продуцентов и консументов первого порядка.

Кроме потоков вещества и энергии, связанных с деятельностью живых организмов, существует перенос, обеспечиваемый абиогенными компонентами экосистемы. Эти потоки могут быть **вертикальными** (опадение листвы деревьев), **горизонтальными** (движение воздуха) и **склоновыми** (обвалы, осыпи, водный сток).

Следствием вертикального потока вещества и энергии является то, что каждое сообщество обладает более или менее ярко выраженной **ярусной** структурой. В каждой наземной экосистеме можно, как правило, выделить четыре главных яруса: ярус растительного покрова, подстилки, почв и подстилающих горных пород. Каждый из них также может быть расчленен на отдельные высотные слои. Особенно типично разделение на ярусы растительного покрова лесных экосистем (рис. 36 - 7). В широколиственных лесах обычно выделяют 5-6 ярусов:

- 1) деревья первой величины (дуб, липа, береза),
- 2) деревья второй величины (рябина, яблоня),
- 3) подлесок (шиповник, лещина),
- 4) высокие травы и кустарники (чистец лесной, багульник),
- 5) низкие травы (сныть) и приземные растения (мхи, копытень).

Потоки вещества и энергии обычно выходят за пределы биогеоценоза, пересекают его внешние границы. Это приводит к формированию связей между соседними биогеоценозами.

Очень часто они осуществляются за счет стока воды и растворенных в ней веществ вдоль склона. В результате формируются **стоковые серии**, включающих ряды соседних биогеоценозов. Те из них, которые лежат ниже, обычно получают воду за счет не только атмосферных осадков, но и стока. Поэтому лежащие ниже биогеоценозы получают как бы дополнительную порцию вещества и энергии в виде химических веществ, растворенных в воде. Для экосистем, лежащих в самой нижней части стоковой серии, эта порция может быть избыточной. Например, при внесении большого количества минеральных удобрений на поля, расположенные на равнине или верхних речных террасах, может идти смыв их избытка. В результате в местном водоеме (озере или пруде) может оказаться большое количество удобрений, благоприятствующее массовому размножению синезеленых водорослей ("цветению воды").

Взаимодействие соседних биогеоценозов определяет

формирование природной системы более высокого уровня - **ландшафта** (нем. Landschaft - пейзаж, облик местности).

Границы между соседними биогеоценозами часто соответствуют хорошо выраженному перепаду в рельефе (например, стык горного склона и подгорной равнины) и имеют какую-то ширину. Они могут быть прослежены в виде своеобразных полос - **эктонов**, которые заселяются набором видов, часть которых связана с одним сообществом, часть - с другим (рис. 36 - 8). Кроме того, есть и организмы, свойственные только этой пограничной полосе. Пример - это заросль кустарников и высокотравья на границе между лесными и лугово-степными сообществами лесостепной зоны.

## Вопросы

- Почему пирамиды продукции сужены кверху, а пирамиды численности и биомассы не всегда?
- Прокомментируйте соотношения между численностью и биомассой различных трофических уровней в разных экосистемах (рис. 36 - 5).
- Приведите пример трофической цепи, включающей 7 компонентов.
- Вспомните зоологию и приведите такие примеры, когда разные особи одного вида или разные стадии развития организмов одного вида принадлежат к различным трофическим уровням.

## § 37. Межвидовые взаимоотношения в сообществах

Суть каждого сообщества как системы заключается в наличии разнообразных связей между видами, а точнее - между представляющими их в экосистеме особями.

Часть связей отражает потоки вещества и энергии. Существуют и другие связи, влияющие на жизнеспособность организмов.

Весьма многообразны отношения между видами, принадлежащими к одному и тому же трофическому уровню. К ним относится конкуренция. Есть и своеобразные связи между организмами различных трофических уровней, не имеющие прямого отношения к переносу вещества и энергии. К числу таких связей относят разные типы совместного обитания организмов, или симбиоза (греч. symbiosis – совместная жизнь), - начиная с взаимовыгодных (мутуализм) и кончая **паразитизмом**, когда паразит, используя хозяина, снижает его жизнеспособность и, в конце концов, ускоряет его гибель.

Среди связей организмов одного трофического уровня наиболее обычна конкуренция - тип взаимоотношений, когда разные особи используют один и тот же (обычно ограниченный) ресурс сходным образом. В природе чаще наблюдается внутривидовая конкуренция, приводящая к изменению

численности особей вида (§33). Особи разных видов, сосуществующих в природных сообществах, как правило, имеют различающиеся экологические ниши и прямые “столкновения” между ними наблюдаются крайне редко (§35).

Другое дело, если происходит внезапное вселение новых видов в существующее сообщество, например, связанное с деятельностью человека. В таких случаях новый вид либо занимает пустующую экологическую нишу (колорадский жук, §35), либо вступает в конкурентные отношения с аборигенным видом и иногда выигрывает ее. Так случилось с американской норкой, завезенной в Европу для разведения на зверофермах. Случайно оказавшись на свободе, она быстро акклиматизировалась и почти повсеместно вытеснила европейскую норку.

Конкуренцию можно воспроизвести в лабораторных исследованиях. В классических экспериментах Г.Ф. Гаузе исследовал взаимодействие трех видов инфузорий-туфелек в разных попарных сочетаниях. Каждый из видов очень хорошо развивался в отсутствие других. Но когда в одной пробирке объединяли два вида, то оказывалось, что в одном случае всегда господствовал один вид, а второй со временем полностью исчезал (рис. 37 - 1). Победа первого вида определялась гораздо более высокой скоростью роста его популяции.

В случае второй пары видов, виды сосуществовали, но на невысоком уровне численности. Оказалось, что первый вид держится в центральной части пробирки и поедает бактерий, а третий - предпочитает жить у дна и использует в питании дрожжи, т.е. их экологические ниши расходятся.

Конкурентные отношения могут проявляться разным образом, начиная от непосредственного выедания и кончая сложными химическими воздействиями. К числу последних принадлежит **аллелопатия** (греч. allelon - взаимно и pathos - страдание) - негативное влияние одних растений на другие с помощью выделяемых ими химических соединений. Так, в Калифорнии и Средиземноморье опавшие листья эвкалиптов, содержащие фенольные соединения, препятствуют разрастанию местных травянистых растений под кронами деревьев. Сходное угнетающее воздействие описано и для шалфея белолистного.

Как крайняя форма межвидовой конкуренции описан взаимный **антагонизм**. Так, эксперименты с двумя видами небольших жуков - мучных хрущаков - показали, что при совместном обитании они поедают друг друга, причем как личинки, так и взрослые особи.

Довольно обычен в сообществах симбиоз - совместное обитание особей различных видов. Их называют симбиотическими. Известны разные формы симбиоза. Необходимо упомянуть мутуализм, - в этом случае сожительствоующие особи получают взаимную выгоду (например, многие деревья умеренного леса и микоризообразующие грибы), **комменсализм** (лат. com - вместе и mensa - трапеза) - сожительство, выгодное только для одного

сожителя и нейтральное для другого (первый часто использует второго как субстрат обитания), паразитизм - случай, когда один из сожителей использует второго в качестве источника пищи, причиняя ему по меньшей мере неудобства, например, многочисленные паразитические черви.

Для мутуалистических отношений типично, что один из партнеров использует другого в качестве источника пищи, а другой за счет сожителя живет в более благоприятных условиях. Так, можно вспомнить коралловые полипы с их симбиотическими водорослями. Первые пользуются продуктами их фотосинтеза, а вторые - получают убежище. Еще более известна мутуалистическая природа лишайников (рис. 37 - 2). Как правило, взаимовыгодны отношения цветковых растений и их опылителей.

Африканская птица медоуказчик разыскивает гнезда пчел и приводит к ним млекопитающее - капского медоеда. Тот вскрывает гнездо и поедает личинок пчел и мед, а птица пирует на остатках его трапезы.

Некоторые виды муравьев используют гусениц бабочек-голубянок, выделяющих сладкую жидкость. Во многих случаях эти отношения очень своеобразны: муравьи разыскивают гусениц, уносят их на их кормовое растение, где продолжают ухаживать за ними, в частности защищая от врагов, даже на стадии куколки, т.е. до момента вылупления взрослой бабочки.

Достаточно разнообразны и примеры комменсализма. Многие растения имеют семена с различными зацепками и крючочками. Когда мимо плодоносящего растения пробегает какой-то зверь (например, овца), эти семена остаются в его шерсти. Таким путем подобные виды растений расселяются. Очевидны выгоды этого приспособления для растений, животным же часто все равно.

Для паразитов обычно характерны, во-первых, тесные связи с хозяевами, а во-вторых, использование хозяина как среды обитания. Паразиты (среди которых много одноклеточных) широко расселены, и, по-видимому, почти все многоклеточные организмы заселены многими особями паразитов разных их видов.

Из одноклеточных паразитов типичен малярийный плазмодий. Он обладает сложным жизненным циклом с двумя хозяевами (человек и малярийный комар) и может неоднократно повторно размножаться бесполом способом, когда численность особей паразита резко возрастает (рис. 37 - 3).

Похожим жизненным циклом обладают и некоторые многоклеточные паразиты, например, черви-сосальщики. Широко распространенная в Западной Сибири кошачья двуустка (описторх) значительную часть своей жизни проводит в водных экосистемах. Из ее яиц в воде выводятся личинки первого поколения. Это и следующее поколения развиваются в небольшом пресноводном моллюске - битинии. И первое и второе поколения размножаются партеногенетическим путем. Появляющиеся таким образом личинки третьего (последнего) поколения внедряются в мышечные ткани рыб. Для завершения жизненного цикла зараженную рыбу должен съесть хищник, в качестве

которого может выступать и человек. Сложные жизненные циклы характерны и для многих других паразитов, например, грибов.

Очень часто внутри биоценозов можно выделить отдельные группы, состоящие из автотрофных и гетеротрофных организмов, связанных между собой как трофическими цепями, так и местом обитания. Центром такой группы обычно является **эдификатор** (лат. aedificator - строитель) - вид, создающий своей жизнедеятельностью среду, предопределяющую развитие других организмов, например, деревья (рис 37 - 4). Такие функционально-пространственные узлы в биогеоценозах называют **консорциями** (лат. consortium - сообщество, соучастие).

## Вопросы

- Из курса зоологии вспомните примеры мутуалистических отношений (комменсализма, паразитизма, межвидовой конкуренции).
- Приведите примеры, когда закон конкурентного исключения не соблюдается. Объясните почему?

## § 38. Возникновение сообществ и их динамика

Природные сообщества могут длительное время противостоять внешним и внутренним возмущениям, сохраняя устойчивое состояние. Такое состояние возникшего сообщества достигается не сразу, а в ходе смены промежуточных состояний, когда просто устроенные сообщества заменяются более сложными, а быстро развивающиеся и быстро исчезающие виды сменяются длительно существующими. Такая закономерная и направленная смена называется **сукцессией** (лат. successio - преемственность).

Возникновение новых сообществ в природе на «голом месте» можно наблюдать крайне редко, например, на океанических островах вулканического происхождения. Это так называемые **первичные сукцессии**. Чаще приходится сталкиваться с **вторичными сукцессиями**, когда происходит восстановление сообщества после сильного нарушения, например, в результате пожара. Сукцессии проявляются в закономерной и направленной смене одного состояния сообщества другим.

Однако даже в стабильном состоянии сообщества подвержены изменениям, связанным с суточными, сезонными и другими колебаниями абиотических условий. Это **флуктуации** (лат. fluctuatio - колебание), при которых через какой-то промежуток времени сообщество возвращается к ранее пройденному состоянию.

Флуктуации характерны для всех сообществ, особенно хорошо они выражены во внетропических широтах, в частности на всей

территории России. Вы хорошо знаете разнообразные примеры суточных и сезонных колебаний. Часто их называют **ритмами**.

В сообществах суточные и сезонные флуктуации в первую очередь проявляются в сходной активности разных видов и функциональных групп. Например, появление опылителей, как правило, связано с расцветанием соответствующих цветковых растений. Сезонные перелеты птиц обычно совпадают с появлением доступной в большом количестве пищи. На рис. 38 - 1 вы можете видеть, как происходит сезонная смена соотношения продуцентов и консументов в планктонных сообществах полярных морей. В морях и озерах ярко выражена и суточная периодичность. Планктонные животные ночью движутся вверх, к водной поверхности, а днем уходят вглубь. Во внетропических широтах можно наблюдать многолетние флуктуации, они, как правило, вызваны климатическими изменениями. Например, в Барабинской лесостепи на юге Западной Сибири крайне засушливыми были 1841-1844, 1865-1867, 1900-1902 и 1950-1955 годы. Засухи оказывали значительное влияние на состояние местных сообществ - менялись преобладающие виды в растительном покрове, неоднократно отмечались вспышки саранчовых, когда их численность достигала нескольких сотен особей на кв. метр. В промежутках между этими засухами также чередовались влажные и сухие годы. Ритмика этого чередования частично соответствует известным 11-летним (реально - 9-14-летним) циклам солнечной активности.

Раз в несколько лет серьезные экологические изменения происходят в Тихом океане. Это явление называется Эль-Ниньо. Нормальная циркуляция океанических течений, когда, в частности, у тихоокеанского побережья Южной Америки происходит подъем холодных вод, изменяется. Поверхностные слои на востоке Тихого океана теплеют на несколько градусов, косяки рыбы уходят в другие районы, а на прилегающие части суши обрушиваются дожди. На западных берегах Тихого океана и в Южной Азии, наоборот, случаются засухи. Фактически приход Эль-Ниньо прослеживается в масштабе всей Земли.

В отличие от флуктуации сукцессия - это направленный процесс, когда одна стадия в развитии сообщества сменяет другую.

Первичные сукцессии начинаются, когда все компоненты существовавших ранее экосистем разрушены либо на этом участке земной поверхности экосистем вообще не было. Таковы, например, лавовые поля после извержения вулкана (рис. 38 - 2).

Первичная сукцессия включает длинный ряд состояний, начинающийся с заселения голых участков горных пород живыми существами и формирования примитивных почв. Затем почвы постепенно развиваются, появляются более крупные животные и растения.

Природный эксперимент на небольшом острове Кракатау, сообщества

которого были полностью уничтожены при взрыве вулкана в 1883 г., показал, что заселение шло за счет видов, способных тем или иным способом - по воде или воздуху - пересечь почти 40-километровую водную полосу между этим островком и соседними большими островами. Вероятно, вначале на оголенных участках поселились цианобактерии. Через 9 месяцев появился первый паук, вскоре после этого - первые споровые и семенные растения, птицы и рептилии. Через 50 лет на острове рос молодой тропический лес, населенный более чем 1200 видами животных.

Формирование сообщества может идти двумя различными путями. Первый - это заселение участка с разрушенной экосистемой группами взаимоприспособленных друг к другу видов из соседних сообществ. Второй путь наблюдается при формировании сообществ в отсутствие соседей. В этом случае может складываться случайный набор видов. Так, на океанических островах, никогда не имевших связи с континентами, как правило, отсутствуют наземные млекопитающие, земноводные, многие группы насекомых. Поэтому нет или почти нет привычных хищников, т.е. консументов второго и третьего порядков. В результате за время существования таких островов появились хищники в группах, в которых их обычно нет. Таковы хищные гусеницы бабочек-пядениц на Гавайских островах.

В современных условиях чаще приходится сталкиваться с вторичными сукцессиями, которые начинаются после изъятия из экосистемы какого-то блока либо его значительного нарушения. Так, в тайге и в степях вторичные сукцессии очень часто начинаются после пожаров. При этом обычно сохраняется почва, а в ней - семена, споры, куколки, яйца и другие покоящиеся стадии различных организмов. Кроме того, не исключено заселение видов из соседних сообществ.

Сейчас особенно широко распространены различные типы **антропогенных вторичных сукцессий**, связанных с деятельностью человека. Таковы, например, залежные сукцессии, начинающиеся после забрасывания какого-либо поля (рис. 38 - 3). При этом восстановление через ряд последовательных стадий идет до экосистемы, характерной для данной природной зоны (рис. 38- 4). От последней зависит длительность сукцессии. Так, в степях - это около 70-100 лет, в лесах сукцессия может идти на протяжении 500-700 лет, а вот в тундрах - до нескольких тысяч лет.

При залежных сукцессиях в лесной зоне обычно наблюдается очень → многолетние травы → кустарники → быстрорастущие деревья → деревья, характерные для данной зоны.

В ходе сукцессии в сообществе происходит смена видового состава растений, связанная с возможностями существования и с влиянием одних видов на произрастание других. Одновременно меняется видовой состав животных организмов. Заканчиваются сукцессии состоянием **климакса** (греч. klimax - лестница). Климакс соответствует типичной для данного района экосистеме.

Климаксные состояния являются наиболее устойчивыми и могут поддерживаться достаточно долго.

В устойчивом сообществе представлены все функциональные блоки, причем в каждый блок могут входить близко родственные или экологически похожие виды. Они используют все возможности для существования, предоставленные средой, с минимальной конкуренцией между собой и максимальной биологической продуктивностью в условиях данного конкретного местообитания. Пространство заполняется с наибольшей плотностью, но при этом перекрывание экологических ниш практически отсутствует (рис. 38 - 5). Это характерно и для неспособных передвигаться растений, которые используют неоднородность местообитаний, а также расходятся по времени активности.

В целом устойчивость каждой экосистемы обеспечивается в первую очередь несколькими факторами:

(1) Наличием источника энергии.

(2) Исходными особенностями среды - коренными горными породами. Направленностью и характером стока и т.п.

(3) Консервативными биокосными компонентами экосистемы - главным образом почвой, запасами органического вещества, связанными с деятельностью растений, особенностями микроклимата.

(4) Общей совокупностью генофондов живых организмов и источником их восстановления (как в пределах самой экосистемы, так и за ее пределами). Именно генофонды определяют характер наследования признаков и именно от них во многом зависят будущие популяции входящих в экосистему видов.

Проникновение нового вида в сообщество приводит к выработке своей экологической ниши и сужению ниш других организмов. И наоборот, изъятие вида обычно означает расширение ниш оставшихся форм. Но особенно важно, что такое вторжение или изъятие часто влияет и на виды из других функциональных блоков.

Так, длительные наблюдения в целинных степях юга России показали, что отсутствие выпаса копытных приводит к утере степными сообществами многих характерных свойств, в частности, к исчезновению видов, принадлежащих к красиво цветущему разнотравью. Изменение в составе хищников, несмотря на их малочисленность в сообществе, может резко изменить его характер. Например, разведение в озере Гатун (Панамский канал) хищной рыбы-цихлиды привело к резкой перестройке трофической сети, в том числе ее упрощению и исчезновению части видов (рис. 38 - 6).

Естественно, в природе очень трудно вычленить “чистые” сукцессии и “чистые” флуктуации, так как в действительности они накладываются друг на друга. Именно поэтому динамика природного сообщества крайне сложна.

## **Вопросы**

- Приведите известные вам примеры изменения сообществ при внесении в него нового, ранее не характерного для него вида (или изъятия вида).
- Перед вами стоит задача сформировать устойчивую экосистему, например, космического корабля, отправляющегося в длительное путешествие. Какие параметры вы будете учитывать в первую очередь?
- Как вы думаете, почему пик биомассы фитопланктона появляется раньше, чем пик биомассы зоопланктона (рис. 38 - 1)?

## Глава V. Биосфера

Переносы вещества и энергии идут не только внутри биогеоценоза, они могут связывать соседние биогеоценозы, но и по сути дела охватывать всю поверхность Земли. Поэтому можно говорить о единой, сложной и взаимосвязанной экосистеме высшего ранга - **биосфере** (греч. *sphaira* - шар).

### § 39. Биосфера и биомы

Биосфера в современном ее понимании - это оболочка Земли, охваченная деятельностью живого, в том числе и те части планеты, которые непосредственно зависят или зависели от нее в прошлом.

Верхняя граница биосферы соответствует озоновому слою стратосферы, т.е. располагается на высоте около 22-25 км. Нижняя проходит в основном по нижним горизонтам отложений осадочных пород, т.е. на глубине 5-7 км (рис. 39 - 1).

Часть биосферы, где сейчас живые существа встречаются постоянно, называют **зубиосферой** (греч. *Ju* - хорошо). Ее толщина существенно меньше - 5-6 км над поверхностью Земли и менее 1 км под ее поверхностью.

В каждой точке земной поверхности складываются уникальные условия, нигде больше точно не повторяющиеся. Именно поэтому разнообразие сообществ почти неисчерпаемо. Однако в биосфере можно выделить основные их типы - **биомы** (лат. окончание *ота* - обозначение совокупности), существование которых во многом определяется сходными физико-географическими условиями.

Большинство биомов имеют свои народные названия - тайга, степь, пустыня и т.д.

Общая биомасса биосферы (в сухом виде) оценивается в  $2,5 \times 10^{12}$  т. Большая ее часть приходится на сушу (в основном на наземную растительность), а в водных экосистемах биомасса составляет всего около  $0,003 \times 10^{12}$  т. Средняя же биомасса на один квадратный метр несколько превышает 1 кг.

Новейшие данные позволяют пересмотреть эти величины. Недавно в верхних слоях земной коры выявлены богатейшие сообщества анаэробных бактерий, заселяющих как осадочные, так и другие горные породы (например базальты), обычно нарушенные трещинами с водой. Они обнаружены даже на больших глубинах - глубже 3000 м. По самым скромным оценкам, возможная живая масса таких бактериальных сообществ достигает  $2 \times 10^{14}$  т.

Если попытаться оценить общую массу самой биосферы, т.е. сложить биомассу, все органическое вещество биогенного происхождения и присутствующие в биосфере косные вещества, то эта величина может быть оценена в  $2,5-3 \times 10^{18}$  т. Это означает, что весовая доля живого вещества в биосфере относительно невелика.

Однако не следует забывать, что значительная (если не большая) часть биосферы создавалась миллионы лет в ходе деятельности живых существ, да и современное функционирование биосферы во многом определяется их активностью.

По некоторым оценкам, биомасса, произведенная за последние 1 миллиард лет, может составлять около  $2 \times 10^{20}$  т (при неизменном среднем уровне суммарной годовой продукции -  $2,3 \times 10^{11}$  т). Эта величина в 10 раз больше массы всей земной коры.

Биосфера неоднородна. Меняется ее мощность, насыщенность живыми организмами и косным веществом. Это определяется многими причинами. Самые главные из них хорошо знакомы вам из физической географии. Это - основные географические факторы:

(1) **зональность**, связанная с шарообразной формой планеты, ее вращением вокруг оси и соответствующей неравномерной теплообеспеченностью;

(2) **секторность**, отражающая неравномерное распределение суши и моря и соответствующее неравномерное перемещение по континентам влажных воздушных масс;

(3) **тектоническая дифференциация**, связанная с развитием рельефа и создающая на поверхности Земли сложную мозаику экосистем, располагающихся на разных высотах, различных склонах и в неодинаковом положении по отношению к водному стоку. Именно это во многом определяет наблюдаемое многообразие природных и нарушенных экосистем.

На суше проявляется влияние всех этих факторов. Первый из них обуславливает существование на всех континентах более или менее правильно протягивающихся природных зон (рис. 39 - 2).

По их расположению Северное и Южное полушарие зеркально симметричны. Вместе с тем на всех континентах эта картина нарушена в результате развития секторности и тектонической дифференциации. Поэтому нередко природные зоны вытянуты не с запада на восток, а с северо-запада на юго-восток (как в Северной Америке). Во многом это определяет как общий характер распределения продукции и биомассы (рис. 39 - 3), так и особенности и разнообразие сообществ.

Биомы различаются не только по видовому составу организмов, но и по биомассе, продукции, по скорости сукцессионных процессов (таблица).

Биомасса, продукция и продолжительность сукцессионных процессов в различных биомах.

Биомы	Био- масса,	Зоо- масса.	Про- дукция.	Продолжи- тельность
-------	----------------	----------------	-----------------	------------------------

		т/га	кг/га	т/га х год	сукцессии, годы
Лесные	Экваториальные и тропические леса	350-650	100-150	15-30	50-200
	Леса средиземноморского типа	170-380	40-60	10-16	200-500
	Леса умеренного пояса	200-400	20-130	8-12	200-400
Травянистые	Саванны	20-40	15-50	7-15	100-200
	Степи, лесостепи, прерии	15-25	5-30	10-15	100
Аридные (пустыни, полупустыни)		1-5	1-3	0,5-3	1000
Тундры и лесотундры		5-6	5-20	1-6	1000-3000
Океанические и морские	Открытый океан	0,03	90	1,25	
	Мелководья	0-15	700	3-10	
	Коралловые рифы	20	1500	25	

Можно выделить несколько основных групп биомов.

**Лесные биомы** существуют в условиях хорошего увлажнения и достаточной теплообеспеченности (рис. 39 - 4). Для них характерно господство деревьев и связанных с ними животных. Их биомасса много больше годовой продукции. Темпы сукцессий можно оценить как средние.

При недостаточном увлажнении, но сравнительно хорошей обеспеченности теплом формируются **травянистые биомы** (рис. 39 - 5) - степи, прерии, саванны и т.п.

Здесь господствуют травы, а деревья и кустарники относительно редки или отсутствуют вовсе. Обильны травоядные животные - копытные, грызуны, саранчовые. Отношение биомасса - продукция близко к единице. Скорость сукцессионных смен высокая.

**Аридные биомы** - пустыни и полупустыни - типичны для районов с острым дефицитом влаги (рис. 39 - 6). Местные растения разрежены, а основная часть фитомассы находится под землей. Однако нередко хорошо представлены как различные фитофаги (в том числе и крупные копытные), так и редуценты. Отношение биомасса - продукция отчетливо зависит от конкретного типа пустынь, а вот сукцессионные процессы очень замедлены.

В условиях недостатка тепла и постоянной подземной мерзлоты развиваются **биомы приполярных районов**. Обычны мхи и лишайники, а также низкие кустарники и кустарнички. В Северном полушарии к числу типичных фитофагов относятся северные олени, лемминги, гуси. Запас биомассы превышает годовую

продукцию, но скорость сукцессионных смен крайне мала.

Своеобразны **горные биомы**. На низких высотах обычны экосистемы, близкие к местным равнинным. Выше же чаще всего появляются экосистемы, напоминающие биомы, характерные для более высоких широт. В высоких горных системах ряд обычно завершается аналогами равнинных тундр и полярных пустынь.

Наземные биомы отличаются большим разнообразием по сравнению с водными, где влияние основных географических факторов сглажено благодаря выравнивающим свойствам водной среды. Поэтому водные биомы не похожи на наземные. Им свойственна гораздо большая однородность.

В водоемах часто хорошо проявляются не только и не столько зональные особенности, сколько глубинное расчленение, связанное как с разделением слоев воды, так и с ограниченным проникновением света. Именно поэтому основная продукция здесь производится в верхних, хорошо освещаемых слоях.

Для водных биомов типичны замедленные изменения во времени.

Водные экосистемы находятся в самом нижнем положении на стоковой серии. Следовательно, они могут меняться из-за нарушения или изменения стока. Вообще говоря, значительная часть зафиксированной живыми существами энергии поступает в водные экосистемы с суши.

Все биомы неразрывно связаны друг с другом. Наиболее важные связи осуществляются за счет перемещения воздушных и водных масс.

Общий характер движения водных и воздушных масс (рис. 39 - 7) определяется, во-первых, тепловыми различиями экваториальных и приполярных широт, во-вторых, вращением Земли, а в-третьих, разнообразными препятствиями (континентами - для океанических течений, горными хребтами - для воздушных потоков).

У экватора дуют восточные ветры (пассаты) и господствуют восточные течения. В умеренных широтах преобладает перенос с запада на восток, а в приполярных областях - снова восточные. На циркуляцию воздушных масс влияет и сезонное изменение теплового режима на различных участках земной поверхности.

Циркуляция воды в океанах во многом напоминает общую циркуляцию воздушных масс: восточно-западный перенос в экваториальных широтах и западно-восточных - в умеренных. Часто хорошо прослеживается подъем холодных вод с глубин.

Нередко обмены веществом и энергией между отдельными экосистемами обеспечиваются миграциями животных. При массовых миграциях количество перемещаемой биомассы может превысить миллионы тонн.

Миграционные потоки характерны также для экосистем,

расположенных вдоль берегов морей и океанов. Здесь многие животные находят пропитание в океане, а большую часть жизни проводят на суше.

## Вопросы

- Как соотносятся суммарная биомасса и масса биосферы?
- Оцените суммарную биомассу биосферы с учетом данных о бактериях, населяющих земную кору.
- Проанализируйте соотношение возможного прироста биомассы за последние 1, 2, 3 миллиарда лет и массы земной коры. Что характеризует это отношение? Что могло влиять на суммарный прирост биомассы в давние эпохи?
- Какие основные факторы определяют распределение биомов на поверхности Земли?
- Чем водные биомы отличаются от наземных?
- Чем определяются различия в распределении биомов на суше и в океанах?
- Как вы думаете, каковы причины различной длительности сукцессий в разных биомах (таблица)?

## § 40. Круговорот веществ в биосфере

Создание органического вещества и его распад обеспечивают постоянный обмен веществ и энергии между живыми организмами и средой их обитания. Эти перемещения названы **биогеохимическим (биотическим) круговоротом**, или **биогеохимическими циклами** (рис. 40 - 1). В ходе этих циклов атомы многих элементов рано или поздно проходят через живые организмы. Так, посчитано, что для кислорода этот цикл составляет около 2000 лет.

В круговороте постоянно находятся огромные массы органических и неорганических соединений. Однако циклы не замкнуты полностью. Так, в наземных экосистемах ежегодно выводится из оборота около 180 т углерода, накапливающегося в осадочных породах.

Биотический круговорот определяет судьбу многих жизненно важных химических элементов. Это в первую очередь относится к кислороду, углероду и азоту, а также к таким элементам, как водород (особенно в составе воды), фосфор, натрий, калий и кальций и др. Благодаря фотосинтезирующим организмам в атмосфере появился свободный кислород. Без живых организмов невозможно было бы образование почв и запасов органоминерального топлива. По выражению выдающегося русского естествоиспытателя Владимира Ивановича Вернадского, живое вещество биосферы является огромной геологической силой.

К числу ведущих биотических круговоротов в биосфере

принадлежат круговороты основных для живых существ химических элементов.

Так, основной источник газообразного кислорода в атмосфере - это деятельность фотосинтезирующих организмов (см. §§12, 14). Свободный кислород используется большинством живых существ при дыхании, а в неживом мире - в процессах окисления. Он включается в состав как органических, так и неорганических соединений, в том числе воды.

Часть кислорода накапливается при захоронении карбонатов, в том числе биогенных.

Разнообразны пути движения углерода в биосфере. В различных соединениях накоплено огромное количество этого элемента. Но для живых организмов главный его источник - углекислый газ атмосферы (всего 0,032% по объему) и его раствор в воде (рис. 40 - 1).

Углекислый газ включается живыми существами в разнообразные органические соединения. Растения захватывают его при фотосинтезе. У большинства живых организмов он выделяется при дыхании. Многочисленные редуценты перерабатывают органические вещества до неорганических, в том числе до углекислого газа.

Часть накопленного углерода может сохраняться на протяжении длительного времени. Так, в древесине связанный углерод (всего до  $500 \times 10^6$  т) может сохраняться десятки, а иногда и сотни лет, а в биогенных известняках, каменных и бурых углях - десятки и сотни миллионов лет. То же можно сказать и о залежах нефти и газа.

Большое количество углерода в составе карбонатов растворено в морях и океанах, зафиксировано в донных отложениях и скелетных образованиях.

Для современного круговорота углерода крайне важна деятельность человека. При переработке многих природных ресурсов образуется поступающий в атмосферу углекислый газ. Считается, что увеличение содержания этого газа приводит к так называемому парниковому эффекту, выраженному в первую очередь в увеличении среднегодовых температур.

Основной источник азота - это атмосферный воздух, состоящий из него почти на 80% (по объему). Однако большинству эукариот в таком виде этот элемент не доступен. Необходимые для обеспечения жизнедеятельности его связанные формы поступают из нескольких источников (рис. 40 - 1): (1) образование окислов азота во время грозных разрядов; (2) фотохимическая фиксация азота; (3) биогенная фиксация азота (около 25 кг/га в год). Последний путь наиболее важен. В основном он связан с деятельностью различных прокариот, фиксирующих азот.

Следует сказать и о круговороте такого важнейшего для

существования жизни на Земле химического соединения, как вода (рис. 40 - 1). Пары воды в большом количестве содержатся в атмосфере. Часть осадков (иногда до четверти) перехватывается растениями и либо поглощается, либо перераспределяется в виде капель. Почвы обычно в той или иной степени накапливают влагу. Многие растения используют эту влагу для обеспечения своей жизнедеятельности. Значительная ее часть в итоге испаряется.

Так, в лесных биомах испаряется до 50 000 л в день с гектара. Создание орошаемых полей приводит к резкому изменению режима испарения в засушливых районах. При этом требуется все больше и больше воды для полива и в результате испарения обычно происходит подъем засоленных грунтовых вод.

Вода растворяет разнообразные химические соединения. Часто это приводит не только к появлению нарушений (например, размывов), но и обеднению одних экосистем и обогащению других.

В большинстве случаев сток оказывается в водоемах, сначала главным образом в ручьях и реках, а затем - в морях и океанах, а также в бессточных озерах. Все водоемы выступают своеобразными аккумуляторами как воды, так и растворенных в ней химических соединений. Однако часть воды испаряется с поверхности водоемов, а вот другие соединения накапливаются в них.

В биологическом круговороте часто хорошо проявляется **биогенная аккумуляция**, т.е. накопление каким-либо организмом того или иного химического элемента или его соединения (см. §2).

## Вопросы

- Какие функции выполняют живые организмы в биосфере?
- Каков вклад в круговорот кислорода, углерода и азота продуцентов? Консументов? Редуцентов?
- Какие биохимические процессы в клетке участвуют в превращениях воды, кислорода и углекислого газа?
- Какова роль в круговороте веществ азотфиксирующих, нитрифицирующих и других хемосинтезирующих бактерий?
- Что собой представляет биологический круговорот кислорода?
- Охарактеризуйте особенности биологического круговорота углерода?
- Где и за счет каких процессов происходит биогенное накопление углерода и кислорода?
- Как выглядит биологический круговорот азота?
- Что собой представляет биологический круговорот воды?
- Какова роль водоемов в круговороте химических элементов?
- Какова роль человека в современных биологических круговоротах?

- Какие химические элементы находятся в организмах в относительно большем количестве, чем в окружающей среде? Почему?

## § 41. Биосфера и человек

Биосфера, как и любая экосистема, находится в постоянном развитии. Считается, что несколько миллиардов лет тому назад живое вещество биосферы было сконцентрировано преимущественно в водной среде, только позднее была освоена суша (подробнее - см. § 43 ), но, вероятно, общий уровень продукции и тогда был близок к современному. Неизменным оставался и набор основных функциональных блоков.

Развитие человеческой цивилизации привело к существенной перестройке биосферы. Развитие науки и техники и стремление удовлетворить все потребности постоянно увеличивающейся популяции людей привели не только к существенному изменению и даже исчезновению местных экосистем, но и сказались на функционировании и устойчивости всей биосферы. Часто подобное воздействие имело и имеет характер экологической катастрофы. Такую - перестроенную человеком - биосферу часто называют **техносферой** (греч. techne - мастерство).

Очевидные нарушения биосферы, и утрата ею (так же как и местными экосистемами) способности к самовоспроизводству, саморегуляции и самоорганизации подтолкнули человечество к обсуждению и разработке различных путей сохранения природы. В первую очередь речь идет о сохранении экосистем и биологического разнообразия - и о выработке подходов, обеспечивающих **устойчивое развитие** - то есть развитие, направленное на долговременное и взаимовыгодное сосуществование биосферы и человека в ней. Реализация этих подходов будет означать переход от техносферы к **ноосфере** (греч. noos - разум) - сфере разума.

Биосфера - это сложная, грандиозная эколо-географическая система, включающая в себя многочисленные системы низших рангов: биогеоценозы, популяции, организмы. Все они определенным образом взаимодействуют друг с другом и обеспечивают, с одной стороны, определенную устойчивость биосферы, а с другой, - ее развитие, эволюцию. Во многом и то, и другое определяется биологическим разнообразием, т.е. тем многообразием форм жизни и биологических систем, какое мы можем реально наблюдать ныне и реконструируем для прошлых эпох.

Современное представление о биосфере как уникальной саморегулируемой, самовоспроизводимой и самоорганизующейся системе восходит к работам французского философа и палеонтолога Пьера Тейяра де Шардена и В.И. Вернадского начала XX века. Английский исследователь Джеймс Лавлок, развивая их взгляды, образно описывает биосферу как

своеобразный сверхорганизм.

Палеонтологические (от греч. palaios - древний) находки свидетельствуют, что в ходе развития жизни на Земле одни группы организмов заменялись на другие, но при этом всегда существовали формы, выполняющие различные геохимические функции. Таким образом, постоянно поддерживались условия, необходимые для существования жизни. Количество живого вещества также было более или менее постоянно на протяжении каждого геологического периода. В этом заключается **закон константности живого вещества**, фактически обоснованный В.И.Вернадским.

Со становлением цивилизаций роль человека в биосфере существенно изменилась. Так, ежегодные энергетические потребности каждого первобытного человека оцениваются примерно в  $2 \times 10^4$  кДж. С освоением огня, появлением земледелия и животноводства человек стал использовать около  $5 \times 10^4$  кДж. Сейчас каждый житель планеты Земля потребляет не менее  $30 \times 10^4$  кДж энергии в сутки. Естественно, удовлетворение этих потребностей требует значительных ресурсов. В основном это либо продукция современных живых организмов (в том числе специально культивируемых), либо та же продукция, но произведенная в предыдущие эпохи и зафиксированная в виде биогенных накоплений - угля, нефти, газа.

Если учитывать общую ограниченность ресурсов, очевидно, что существуют некоторые пределы роста и существования цивилизации. Земля не способна прокормить и поддерживать слишком большое население. По разным расчетам, на нашей планете с учетом современных научно-технологических разработок может жить от 10 до 17 миллиардов людей. Однако эта оценка весьма приближительна.

История человечества - это и история становления и распространения разных измененных и нарушенных экосистем. Ясно, что характер освоения природы во многом зависел и зависит, во-первых, от плотности населения, а во-вторых, от научно-технического прогресса. Можно говорить о том, что чем изощреннее становились достижения науки и техники, тем сильнее видоизменялись экосистемы, освоенные человеком.

Незначительное воздействие человека на блоки продуцентов и консументов типично для **собирательских** экосистем, когда местные жители собирают разные съедобные растения, охотятся и ловят рыбу. Этот тип экосистем начал распространяться вместе со становлением человечества. В начале роль человека в них была сравнимой с другими консументами. Но постепенно, с совершенствованием орудий охоты и рыболовства, у человека появилась возможность влиять на численность многих животных и растений.

Возможно, именно интенсивная охота древнего человека привела если не к полному вымиранию, то, по крайней мере, к значительному сокращению численности многих крупных млекопитающих, например, мамонтов в Евразии,

крупных видов лемурув на Мадагаскаре, больших сумчатых в Австралии.

Более мощное воздействие человека проявляется в **лесопользовательских** экосистемах. Обычно это изъятие деревьев. Но при вырубке страдают и верхние слои почвы, подстилка, травянистый покров и животное население.

Лесопользовательские экосистемы начали формироваться одновременно с полевыми и пастбищными. Но со временем, особенно в XIX-XX веках, рубки стали массовыми и начали охватывать большие площади. В результате во многих районах естественные лесные экосистемы не сохранились.

**Пирогенные** экосистемы (греч. руг - огонь) формируются после пожаров. Часто они связаны с естественными причинами, особенно грозами. Однако сейчас пожары - обычный результат небрежности (или недомыслия) человека. Палы, как правило, приводят к нарушению растительного покрова и подстилки, а также верхних слоев почвы.

Очень значительно воздействие человека в **земледельческих** экосистемах. В первую очередь оно проявляется в резком изменении блока продуцентов, безвозвратном изъятии части биомассы и нарушении почвенного слоя. Не сохраняются многие функциональные связи. Резко обедняется и меняется животное население. Экосистемы такого типа начали формироваться вместе с окультуриванием растений и появлением инструментов для обработки почвы.

**Пастбищные** экосистемы связаны с изменением состава видов, входящих в блок первичных консументов. Фактически одомашненные животные заменяют крупных диких копытных, однако при этом изымается часть созданной ими продукции. В результате интенсивного выпаса может нарушаться и почвенный покров (рис. 41 - 1).

Наиболее резкие изменения характерны для **техногенных** экосистем. Их появление связано с развитием промышленности. В этом случае происходят серьезные нарушения всех основных блоков.

**Рекреационные** экосистемы (лат. recreatio - восстановление) характерны в основном для густонаселенных районов и связаны с отдыхом людей. Нередко человек создает очень своеобразные по внешнему облику экосистемы, такие как парки и сады. Продукции изымается немного, но почвенно-растительный покров страдает от вытаптывания. Появляются различные специально или случайно завезенные виды животных и растений.

Для **урбанизированных** экосистем (лат. urbanus - городской) (т.е. экосистемы городов и иных поселений) (рис. 41 - 2) типично сочетание участков не только техногенных, но и пастбищных, земледельческих, рекреационных, лесопользовательских и даже собирательских экосистем.

Урбанизация связана со значительным преобразованием местных естественных экосистем, причем важно, что при этом обычно нарушается характер как горных пород, так и водного стока. Здесь сочетаются как местные виды, так и многочисленные привнесенные формы. В больших городах теплее, чем в пригородах, и нередко есть разнообразные источники пищи. Это позволяет существовать различным более или менее теплолюбивым видам.

Степень изменения экосистемы зависит не только от характера, но и от продолжительности воздействия. Последнее может быть сильным, но кратковременным. Когда такое воздействие прекращается, обычно начинается восстановительная сукцессия. В итоге формируется экосистема, очень близкая к

исходной либо даже ее точный аналог. Таковы, например, вырубки.

При длительном непрерывном воздействии, особенно достаточно интенсивном, может идти **деградация** (лат. *degradatio* - снижение) экосистемы. В ходе такой деградации структура экосистемы упрощается, а продуктивность падает. Это прослеживается при интенсивном выпасе на протяжении многих лет.

В случае, когда воздействие регулярно, но не столь интенсивно, экосистема может сохранять свои важнейшие свойства (саморегуляция, самоорганизация, самовоспроизведение). Фактически человек здесь становится одним из ключевых элементов. Устойчивые экосистемы подобного рода можно отнести к **антропогенному субклимаксу**. Это своеобразный аналог климакса, существование и устройство которого определяется как естественными свойствами, так и регулярным воздействием человека. Таковы, например, современные леса Европы, а также суходольные луга, лесопарковые леса и т.п.

Деятельность человека не всегда приводит к снижению продукции экосистемы. Иногда она значительно возрастает. Нередко такое наблюдается после осушения заболоченных участков, при эвтрофикации (т.е. при внесении большого количества легкоусваиваемых веществ) водоемов. Чаще всего подобное повышение продукции связано с отрицательными последствиями, например, снижением видового разнообразия. Поэтому к оценке результатов воздействия человека на экосистемы нужно подходить крайне осторожно.

В целом воздействие человека на биосферу и местные экосистемы вышло за рамки его биологических возможностей. Сейчас это влияние охватывает практически всю биосферу. Человек существенно изменяет строение многих экосистем, изымает или привносит разнообразные компоненты и элементы, воздействует на характер связей между различными биологическими системами, все активнее вмешивается в наследуемую изменчивость.

Кратко некоторые проблемы, связанные с деятельностью человека, будут обсуждаться в главе XI. Но всестороннее их обсуждение лежит за пределами учебника “Общей биологии”.

Надо отметить только, что очень лаконично все эти проблемы охарактеризованы в так называемых законах Коммонера:

- 1) все связано со всем;
- 2) все должно куда-то деваться;
- 3) природа "знает" лучше;
- 4) ничто не дается даром.

Фактически в небольшом пояснении нуждается лишь последний закон. Его суть состоит в том, что любое вмешательство человека в природу, даже с лучшими намерениями, обычно в конце концов приводит к каким-то негативным последствиям.

Один из важнейших результатов деятельности человека - утрата биологического разнообразия. Это существенно не только для поддержания устойчивости как отдельных экосистем, так и биосферы в целом, но и для сохранения эволюционного потенциала.

Ныне разрабатывается и уточняется **концепция устойчивого развития**, которая призвана переориентировать человека на бережное отношение к природе, ее разумное использование, совершенствование технологий и выработку более дорогих, но безотходных способов производства, на поддержание устойчивости экосистем и сохранение биологического разнообразия. Это концепция во многом соответствует теоретическим представлениям В.И. Вернадского и П. Тейяра де Шардена о перерастании биосферы в **ноосферу** - сферу разума.

**Устойчивое развитие** (может быть более точный перевод с английского - самоподдерживающееся развитие) - это улучшение качества жизни людей при их существовании в устойчиво развивающихся экосистемах - от местных до биосферы.

Это развитие должно быть основано на следующих принципах. Часть из них непосредственно связана с биологией и экологией:

1) Уважение и забота обо всех живых существах Земли.

2) Сохранение жизнеспособности биосферы и ее разнообразия. Этот принцип связан с поддержанием нормального функционирования экосистем, сохранением биологического разнообразия. Кроме того, необходимо и воспроизведение возобновимых ресурсов (почв, эксплуатируемых животных и растений и т.п.).

3) Замедление процесса истощения невозобновимых ресурсов.

4) Существование в пределах реальных возможностей биосферы и местных экосистем.

Остальные принципы связаны с необходимостью политических и экономических изменений:

5) Улучшение качества жизни людей.

6) Изменение этических норм и поведения людей.

7) Использование возможностей местного населения по поддержанию окружающей их природной среды.

8) Создание национальных программ для интеграции развития и охраны природы.

9) Объединение усилий на мировом уровне.

## Вопросы

- Как можно охарактеризовать исторические изменения роли человека в биосфере?
- В чем выражается влияние человека на экосистемы?
- Какая доля солнечной энергии, попадающей на Землю, в настоящее время потребляется человеком (§36)?
- Обоснуйте законы Коммонера известными вам примерами.
- На каких принципах основана концепция устойчивого развития?
- Какие экосистемы труднее и дольше восстанавливаются?

- Предложите модель организации жизни на Земле в эпоху ноосферы (где располагать города, как организовать промышленное производство и производство продуктов питания и т.д.)

## Раздел 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ

### Глава VI. Возникновение и развитие жизни на Земле

Сложность организации живых организмов и их необыкновенное разнообразие всегда поражали воображение людей. Как возникла жизнь во всем ее многообразии? Почему живые организмы удивительным образом соответствуют тем условиям, в которых они обитают? Попытки ответить на эти и многие другие вопросы предпринимались неоднократно и не только учеными.

#### §42. Гипотезы о происхождении разнообразия жизни на Земле

Существует несколько гипотез о происхождении разнообразия жизни на Земле, в разной мере подкрепленных фактами. Их можно разделить на две группы.

Первая группа гипотез основана на том, что живущие на Земле виды неизменны. Они либо существовали всегда, либо были созданы сверхъестественными силами в определенное время.

Вторая группа гипотез предполагает, что наблюдаемое нами многообразие видов живых организмов появилось в результате длительной эволюции. А первые организмы, заселившие Землю, были примитивными. Они либо были созданы Богом, либо были занесены на Землю из космоса, либо возникли из неживого благодаря сочетанию тех природных условий, которые в то время были на нашей планете. Последнюю гипотезу подтверждают некоторые эксперименты.

Немногочисленные сторонники гипотезы **стационарного состояния** считают, что и Земля, и жизнь на ней никогда не возникали, а существуют вечно, основываясь на представлениях, что живое может произойти только от живого (**биогенез**). Виды живых организмов, по их мнению, могут вымирать или изменять свою численность, но не могут меняться.

Сторонники **креационизма** (лат. creatio - создание) полагают, что мир в его разнообразии был создан Богом (или богами) по заранее продуманному плану. Доказательством этому они считают видимую целесообразность устройства живых организмов и их сообществ, хорошую приспособленность к условиям, в которых они находятся.

Эти представления зародились очень давно. Практически все религиозные учения утверждают, что человек и все другие живые существа созданы Богом. Виды сразу были совершенными и всегда

останутся такими, какими они были созданы. Никаких доказательств, что это так, не существует. Это вопрос веры.

Вместе с тем постепенное накопление данных о разнообразии живых существ, в том числе вымерших, привело к появлению и распространению эволюционных представлений, т.е. идеи о постепенном изменении, развитии разных живых организмов, в том числе о происхождении одних видов от других.

Уже древнегреческие мудрецы (Гераклит Эфесский, Платон, Эмпедокл и др.) начали обсуждать эволюционную идею. К ней неоднократно обращались мыслители XVIII века (англичанин Эразм Дарвин, француз Жорж Бюффон, наш соотечественник Афанасий Авакумович Каверзнев и др.). Это побуждало сторонников Божественного творения постепенно совершенствовать свои взгляды.

Так, в XIII веке крупнейший богослов Фома Аквинский считал, что сотворение мира - это постепенное развертывание возможностей, заложенных творцом.

Шведский естествоиспытатель Карл Линней, развивая идею еще одного знаменитого древнего грека - Аристотеля о "лестнице" (т.е. о какой-то упорядоченности) живых существ, попытался упорядочить представления о разнообразии известных к тому времени животных и растений и предложил использовать для этого иерархическую классификацию (§21). Линнеевские принципы классификации живого оказались настолько удачными, что используются до сих пор. Однако в их основе лежит представление о соответствии всех особей одного вида какому-то типичному организму и изменчивость не принимается во внимание. Поэтому долгое время эти идеи использовали для подтверждения того, что все разнообразие видов создано в результате акта творения и с тех пор виды остаются неизменными.

Некоторые современные последователи креационизма используют существование очень сложных, разнообразных молекулярно-генетических процессов у живых существ как аргумент в пользу неслучайности их появления. Другие же согласны с существованием эволюционного процесса, но считают, что само начало эволюции было связано с актом творения.

Гипотеза **панспермии** (греч. pan - всё и сперма) не предлагает решения проблемы происхождения жизни во Вселенной, а объясняет только появление ее на нашей планете занесением из космоса. Действительно, с одной стороны, известно, что некоторые микроорганизмы, а особенно их споры, могут сохранять жизнеспособность при очень жестких воздействиях. С другой стороны, при изучении метеоритов и комет обнаруживают небольшие органические молекулы, однако никаких форм жизни на них не найдено.

Гипотеза **абиогенеза** предполагает возникновение жизни на нашей планете около 4 миллиардов лет назад в тех условиях, которые тогда существовали, в результате нескольких длительных этапов эволюции:

- абиогенный синтез простых органических соединений;

- образование биополимеров;
- установление связей между биополимерами;
- возникновение мембран, отделяющих первые подобия живых организмов - **пробионтов**, или протобионтов, - от окружающей среды;
- появление способности к самовоспроизведению;
- формирование экологических связей и образование первых экосистем.

Гипотеза абиогенеза основывается на данных современной науки о формировании Земли не менее 4,5-5 миллиардов лет тому назад.

После появления нашей планеты как твердого тела и ее постепенного остывания увеличивалась мощность земной коры, причем ее поверхность, очевидно, была изначально неровной - с впадинами и повышениями. Во впадинах накапливалась вода с растворенными в ней веществами.

Тогдашняя атмосфера значительно отличалась от современной: в ней почти полностью отсутствовал кислород, но значительно большей была доля углекислого газа, а, кроме того, в значительных количествах присутствовали сероводород, метан, аммиак, пары воды и, возможно, некоторые другие газы. Так как отсутствовал кислород, то не было и озонового слоя. Естественно, жесткая часть ультрафиолетового излучения солнца достигала поверхности Земли.

Среда в целом была насыщена энергией.

Для образования или разрыва химических связей были важны следующие источники:

Жесткое ультрафиолетовое излучение (длина волны <200 нм)	1721 кДж/м <sup>2</sup> .год
Электрические разряды	168
Естественная радиоактивность	117
Ударные волны разного происхождения	46
Солнечный ветер	8
Вулканическая деятельность	6

Американские исследователи Стэнли Миллер и Гарольд Юри в экспериментах показали, как в далеком прошлом могли появляться биологически важные химические соединения. Они подобрали разные газы в соотношении, близком к составу древней атмосферы, и пропускали через эту смесь искровые разряды. В результате получались такие биологически важные соединения, как муравьиная и молочная кислоты, мочевины и аминокислоты (глицин, аланин, глутаминовая кислота, аспарагиновая кислота) (рис. 42 - 1). Подобные опыты ставились неоднократно. Их результаты в целом были однотипными.

Многие аминокислоты, входящие в состав белков, найдены как в продуктах вулканических извержений, так и в некоторых метеоритах.

Воды на поверхности и непосредственно под поверхностью Земли насыщались подобными веществами (часто такой раствор называют "**первичным бульоном**"). Состав и концентрация органических веществ зависели от окружающих условий и, вероятно, были разными в разных частях поверхности Земли.

Часть образовавшихся органических веществ разрушалась. Однако другая часть могла концентрироваться, например, в минеральных глинах, образуя полимеры. Жирные кислоты, соединяясь со спиртами, могли образовывать липидные пленки на поверхности водоемов.

В экспериментах показано, что нагревание смеси аминокислот приводит к образованию достаточно длинных полипептидов со случайной последовательностью мономеров. Некоторые из этих полипептидов обладают каталитической активностью.

Как могли возникать связи между разными биополимерами и другими веществами? Этому, возможно, способствовала изоляция небольших объемов, например, при образовании пузырьков из липидных пленок (так называемые **коацерваты**, от лат. coacervus - сгусток) либо из пептидов (**микросферы**). Роль коацерват исследовалась нашим соотечественником Александром Ивановичем Опариным и его английским коллегой Джоном Холдейном. Микросферам были посвящены исследования американского ученого Сиднея Фокса. Изоляция могла осуществляться и иными способами - например, в полостях глин.

Как пробионты приобрели способность к саморепродукции, т.е. способность к воспроизведению структуры макромолекул? На этот вопрос ответа в настоящее время нет.

В химическом эксперименте удалось получить олигорибонуклеотиды, которые без участия ферментов могут строить комплементарные РНК-копии, т.е. обладают ограниченной способностью к воспроизведению. Открытие в 1982 году каталитической активности некоторых молекул РНК позволяет предполагать, что именно молекулы РНК были первыми биополимерами, в которых способность к репликации сочеталась с ферментативной активностью.

Можно предполагать, что на начальных этапах развития жизни на Земле появилось очень большое разнообразие пробионтов с совершенно разным устройством. Многие из них включали соединения, не характерные для большинства современных живых существ. Об этом свидетельствует огромное разнообразие экологических и биохимических особенностей сохранившихся до настоящего времени прокариот. Далеко

не все из них выжили, некоторые линии исчезли в результате конкуренции за органические вещества, поглощаемые из окружающего первичного бульона, другие же в результате случайных процессов. Ясно, что наилучшие возможности для выживания и размножения были у тех пробионтов, которые обладали мембраной, защищавшей их от воздействия внешней среды, и более эффективными способами получения веществ и энергии из окружающей среды.

Уже на этом этапе могло появиться хищничество и другие формы связей между видами, т.е. первичные сообщества.

В начале биологической эволюции источником питания, очевидно, служили запасы органических веществ, созданных абиогенным путем. Когда эти запасы истощились, то преимущества в размножении должны были получить те организмы, у которых появились возможности автотрофного питания, и хищники, их поедающие.

Распространение пробионтов, да и просто биологически важных полимеров и олигомеров, ограничивалось жестким ультрафиолетовым излучением, проникавшим в открытые водоемы на глубины до 5-10 м.

Именно поэтому можно предполагать, что начальные этапы становления жизни на Земле происходили в какой-то закрытой среде (или средах). Например, в пещерах, пластах глины, под ледниками.

В любом случае 3,4-3,2 миллиарда лет тому назад живые существа, в первую очередь прокариоты, были уже распространены очень широко. Об этом свидетельствуют как их остатки (правда, относительно немногочисленные), так и следы жизнедеятельности, например, появившиеся в результате деятельности прокариот известняки (§43). В ходе дальнейшей эволюции возникли эукариоты.

Гипотеза спонтанного **самозарождения жизни**, появившаяся еще до новой эры и существовавшая параллельно с креационизмом, постулировала возможность возникновения жизни абиогенным путем не только в далеком прошлом. Ее сторонники считали, что условия, необходимые для возникновения жизни имеются и в настоящее время. Появление личинок мух в гниющем мясе, а когда были открыты микроорганизмы, микробов - в различных питательных средах объясняли самозарождением. Потребовалось много лет, чтобы доказать невозможность самозарождения жизни в современных условиях. Эксперименты, в которых самозарождение не происходило после того, как питательная среда подвергалась кипячению, после чего сосуд с нею сразу же запечатывали, не являлись убедительными. Считалось, что кипячение убивает "жизненную силу" или необходимое для

самозарождения "активное начало"; кроме того, в закрытый сосуд не может проникнуть необходимый для жизни воздух и т.д.

Решающими оказались эксперименты известного французского биолога и химика Луи Пастера (рис. 42 - 2). Он поместил питательный раствор в колбы, горлышко которых было изогнуто, но не запечатано. После кипячения питательный раствор в течение долгого времени оставался стерильным, хотя воздух в сосуды проникал, но микроорганизмы оседали на сгибе горлышка и не могли попасть в раствор до тех пор, пока не отломали горлышко колб.

### **Вопросы**

- Какие химические элементы должны были входить в состав пробионтов?
- Как вы думаете, почему невозможно зарождение пробионтов в современных условиях?

### **§43. Эволюция жизни на Земле. Палеонтологическая летопись**

При анализе пластов осадочных пород исследователи обнаруживают остатки живых организмов и продукты их жизнедеятельности. Чаще всего в ископаемом состоянии находят окаменевшие остатки живых организмов и их отпечатки. Определив возраст пласта и сопоставив его с найденными в нем остатками животных и растений, можно составить **палеонтологическую летопись** (от греч. palaios - древний), т.е. последовательность, в которой живые организмы появлялись и исчезали на нашей планете. Палеонтологические данные являются важным свидетельством эволюции жизни на Земле. Они показывают, что примитивные формы жизни были распространены на нашей планете задолго до более сложно организованных, и подтверждают, что история жизни – это смена одних групп живых организмов другими.

На протяжении первых миллиардов лет на Земле существовали экосистемы, представленные только прокариотами. Одним из наиболее важных результатов их существования было выделение свободного кислорода в атмосферу. Так сформировались условия, благоприятные для живых существ, получающих энергию за счет полного окисления углеводов. Вероятно, это способствовало появлению эукариот. Считается, что их появление произошло в результате симбиоза разных представителей прокариот.

Следующий важнейший этап в эволюции жизни на Земле был связан с появлением и распространением многоклеточных эукариот. Нарастание их разнообразия происходило постепенно, в несколько этапов. До начала кембрийского периода (примерно 550-570 млн. лет тому назад) встречались

преимущественно бесскелетные формы. Начало кембрия – время становления огромного разнообразия скелетных форм. Считается, что оно даже превышало современное.

Примерно 400 миллионов лет тому назад началось освоение суши эукариотами. Появились первые наземные экосистемы, близкие по организации современным. Это совпало с формированием мощного озонового экрана.

Наконец, принципиально важным было появление примерно 40 тысяч лет тому назад человека разумного – вида, деятельность которого привела к крупнейшим изменениям, как в большинстве местных экосистем, так и биосфере в целом.

Как правило, палеонтологи находят остатки тех организмов, которые были многочисленными и широко распространенными в свое время. Крупные организмы крайне редко удается обнаружить в целом виде. Обычно сохраняются только отдельные части, по которым воссоздается целый организм.

Лучше всего остатки животных и растений сохраняются на дне водоемов, где они покрываются осадком и меньше разрушаются. Ясно, что в одном каком-то месте невозможно найти пласты, отражающие всю историю Земли. Обычно это отдельные находки, в которых сохранились ископаемые остатки определенного промежутка времени. Данные палеонтологии можно представить как фрагменты книги, в которой многие страницы утеряны.

Возраст анализируемых образцов сейчас обычно определяют по содержанию продуктов радиоактивного распада и таким образом устанавливают хронологическую последовательность появления и исчезновения различных групп живых организмов. Объединив данные, полученные палеонтологами по всему земному шару, составили историю развития жизни на нашей планете (см. форзац). Ее принято разделять на зоны, эры, периоды (и эпохи). Периоды часто называют в честь мест, где были сделаны первые находки. Периодизация событий прошлого во многом условна. Границы между зонами, эрами, периодами, эпохами обычно устанавливаются по резким сменам в составе живых существ.

Остатки прокариотических организмов в осадочных породах обнаружить трудно, обычно об их существовании судят по следам их деятельности, например, известнякам. О появлении автотрофных фотосинтезирующих организмов судят по тому, что атмосфере первобытной Земли появляется свободный кислород. Его содержание в атмосфере начинает превышать количество, затрачиваемое на неорганическое окисление, и 2,5-2,2 миллиарда лет тому назад достигает

1% от его современного (так называемая точка Пастера - в честь Луи Пастера). Это должно было способствовать широкому распространению консументов и редуцентов, использующих для получения энергии окисление, а не брожение.

Судя по всему, экологическое и биохимическое разнообразие прокариот было чрезвычайно велико. Среди них, были, например, формы, строившие так называемые **строматолиты** (греч. stroma -подстилка, lithos - камень) - очень широко распространенные в прошлом рифоподобные образования. Современные строматолиты создаются в результате деятельности очень своеобразных прокариотных экосистем, включающих разные группы продуцентов (в том числе существующих за счет фотосинтеза, в котором донором электронов является вода), консументов и редуцентов. Важно, что в таких экосистемах образуется кислород и формируется карбонат кальция и нередко сера.

Можно предполагать, что на протяжении не менее 2 миллиардов лет в состав экосистем входили только прокариоты. Именно они создали основу для развития эукариот.

Первые достоверные остатки одноклеточных эукариот найдены в отложениях возраста 1,5-1,3 миллиарда лет. Но очевидно, что появились они гораздо раньше, так как в отложениях примерно того же возраста обнаружены и остатки предположительно многоклеточных эукариот, в том числе настоящих водорослей и просто устроенных животных. Вероятно, еще долгое время (по крайней мере, до полного освоения суши эукариотами) среди продуцентов полностью господствовали прокариоты.

Начало становления разнообразия многоклеточных животных приходится на вендский период (см. форзац). В то время были представлены почти исключительно бесскелетные формы, главным образом кишечнополостные. Но среди таких животных, судя по всему, были и существа, близкие к членистоногим и плоским червям.

Начало кембрийского периода - это время появления огромного количества скелетных форм многоклеточных животных (рис. 43 - 1) и одноклеточных эукариот, причем представлены все основные химические типы скелетов - карбонатные, фосфатные, кремневые и хитиновые. Но почти все многоклеточные животные были мелкими - обычная их длина составляла миллиметры или несколько сантиметров.

Скелеты, даже плохо развитые, благоприятствовали быстрому перемещению - к скелетным структурам крепится мускулатура, поддерживали форму тела и защищали от врагов. Фактически в кембрии появились почти все основные группы современных животных (на уровне типов и даже классов).

В следующем периоде - ордовикском - наиболее примечательным было появление сравнительно крупных животных, таких как головоногие моллюски (в частности знаменитые аммониты) (рис. 43 - 2) и близкие к хелицеровым ракоскорпионы (до 2 м в длину), которые могли быть активными хищниками. Появляются бесчелюстные позвоночные. В то время, возможно, были предприняты первые попытки освоения суши эукариотами, но начавшееся мощное оледенение прервало этот процесс. Следы ордовикского оледенения сохранились на огромных территориях в Южной Америке и Северо-Западной Африке.

В силурийском периоде (см. форзац) появились челюстные рыбы (рис. 43 - 3) и разнообразные крупные членистоногие. Наиболее же важное событие конца этого периода - выход растений на сушу. Первые примитивные наземные растения были небольшими, вероятно, еще земноводными, но уже обладали проводящей системой (рис. 43 - 4).

Только в девонском периоде наземные растения стали разнообразными и широко расселились по поверхности суши. Возможно, этому способствовало формирование мощного озонового экрана. Появились плаунообразные, хвощеобразные и папоротникообразные. К концу девона высота наземных растений достигает 8-20 метров. Вместе с тем явно сохранялась их связь с влажными условиями, так как одна из стадий их жизненного цикла требовала обязательного присутствия свободной воды. Но в самом конце девона появились первые представители голосеменных растений, свободные от такой зависимости. Вслед за развитием наземных растений сушу осваивали и животные - многоножки, хелицеровые (например, скорпионы), амфибии (рис. 43 - 5).

В каменноугольном периоде (карбоне) огромные территории на суше занимали заболоченные высокостовольные леса с преобладанием различных плаунообразных (рис. 43 - 6), хвощеобразных, папоротникообразных и голосеменных. Последние были особенно многочисленны в высоких широтах. В то время появились первые рептилии, многие современные группы настоящих насекомых, хелицеровых, а также легочные моллюски.

В последнем периоде палеозоя - пермском - возрастало разнообразие многих наземных групп, но особенно заметным это было для групп, приспособленных к существованию в холодном и прохладном климате, - ведь значительная часть пермского периода приходится на мощное оледенение. Но в самом конце перми многие виды живых существ вымирают. Полностью исчезают трилобиты, четырехлучевые кораллы, многие представители головоногих, земноводных и

пресмыкающихся. Пермское вымирание считается одним из крупнейших в истории жизни на Земле.

Следующая эра - мезозой - это время господства рептилий. Часто говорят, что это - век динозавров (рис. 43 - 7). Конечно, в мезозое массовыми были не только динозавры, а по биомассе они, по-видимому, уступали многим другим группам, даже многоклеточных животных, не говоря уж о растениях и прокариотах. Среди динозавров и близких к ним крупных рептилий были многочисленны как растительноядные, так и хищные виды. Некоторые из них, вероятно, отличались элементами социального поведения и были способны издавать звуки.

Морские экосистемы мезозоя изменились незначительно по сравнению с палеозойскими, хотя произошла естественная смена части групп живых существ.

В первом периоде мезозоя - триасе (см. форзац) - происходит становление разнообразия крупных рептилий, среди них появляются специализированные водные обитатели, а также летающие ящеры. Пресмыкающиеся имели преимущество перед земноводными в ставших обычными в триасе засушливых районах. Среди других групп животных надо отметить появление таких совершенных отрядов насекомых, как двукрылые и перепончатокрылые. Начали попадаться и мелкие примитивные млекопитающие.

В следующем периоде - юрском - разнообразие крупных пресмыкающихся достигло максимума. Один из недавно описанных видов юрских динозавров весил до 100 тонн и был до 50 м в длину. В отложениях того времени обнаружены и первые достоверные остатки птиц, явно представляющих собой боковую ветвь пресмыкающихся (рис. 43 - 8).

В меловом периоде в морских экосистемах происходил так называемый планктонный взрыв, связанный с резким увеличением разнообразия и продуктивности планктонных одноклеточных фотосинтезирующих и гетеротрофных эукариот, в первую очередь кокколитофорид (рис. 43 - 9). Результатом их многовековой активности являются толщи природного мела.

Накопление отмерших и гибнущих одноклеточных эукариот на дне морей и океанов благоприятствовало существованию разнообразных илоедов, в том числе роющих, и фильтраторов.

На суше в меловом периоде появились покрытосеменные (цветковые) растения, которые к его середине уже распространились очень широко. Этому явно благоприятствовало более совершенное

размножение и обычно богатое запасными питательными веществами семя.

С развитием покрытосеменных были связаны и перемены в мире насекомых: бурно эволюционируют группы, жизненно ориентированные на цветковые растения, такие как нектарофаги-опылители. Появляется довольно много птиц, а также плацентарные млекопитающие.

Конец мелового периода связан с одним из самых знаменитых вымираний в истории нашей планеты. Исчезли все динозавры, хотя надо отметить, что некоторые группы крупных рептилий (например, крокодилы) сохранились.

В морских экосистемах вымерли такие головоногие, как аммониты и белемниты, а также большинство планктонных фораминифер, многие двустворчатые моллюски и иглокожие.

Палеонтологи нередко сталкивались со случаями массового вымирания живых организмов, которые до этого длительное время существовали без изменений. В начале XIX века французский зоолог и палеонтолог Жорж Кювье создал **теорию катастроф**, которая объясняла смену форм живых организмов в истории Земли результатом периодически происходящих катастроф. Сторонники этой теории, признавали, что виды, приходящие на смену вымершим, часто оказываются устроены более сложно, но отвергали их происхождение от предковых форм. Они считали, что новые виды возникают после катастроф в результате повторных "актов творения".

Вымирание конца мела наиболее часто обсуждается с точки зрения: что было его основной причиной? Однако надо помнить, что, во-первых, вымирание было не одномоментным процессом, а, по-видимому, охватывало до нескольких миллионов лет. Во-вторых, оно коснулось не только динозавров, но и других живых существ, в том числе и морских. В-третьих, вымирания в разных частях земного шара и для различных групп происходили со сдвигами по времени.

Для объяснения мелового вымирания предлагалось множество гипотез - вплоть до вирусной эпидемии среди динозавров. Одна из последних и наиболее популярных - падение огромного астероида (или кометы) в Центральной Америке и вызванные им пожары, цунами и выброс больших объемов иридия. В любом случае меловое вымирание явно было связано с существенными перестройками на экосистемном уровне.

Современная эра - кайнозой - отличается господством на суше семенных растений и высоким разнообразием млекопитающих и птиц. В целом на протяжении кайнозоя происходит постепенное ухудшение климатических условий по всей поверхности Земли.

В палеогене (см. форзац) в морских экосистемах высокого разнообразия достигли фораминиферы и моллюски. На суше в то время происходило становление разнообразия млекопитающих, в том числе

насекомоядных, приматов и копытных. В конце этого периода появляются первые грызуны.

В неогене началось формирование покровного оледенения в приполярных широтах и горного оледенения в высоких горных массивах. Вероятно, наиболее интересное событие этого периода - появление и эволюция высших приматов, приведшее к появлению рода человек (см. §49).

В четвертичном периоде (или антропогене) - неоднократно формировались мощные покровные оледенения, достигавшие в Европе  $50^{\circ}$  северной широты, а в Северной Америке - даже  $40^{\circ}$ . Еще более широкое распространение получила многолетняя мерзлота. В морских и особенно наземных экосистемах происходили резкие перестройки. Резко сокращалось разнообразие теплолюбивых форм и расселялись холодоустойчивые виды. В конце последнего оледенения (примерно 12-11 тыс. лет тому назад) вымерли многие крупные и холодоустойчивые млекопитающие - мамонты, ряд видов мускусных быков, бизонов, носорогов, оленей, лошадей и т.п. (рис. 43 - 10).

Еще одно замечательное событие четвертичного периода - это появление (примерно 40 тыс. лет тому назад) вида человек разумный, дальнейшая деятельность которого привела к значительной перестройке большинства экосистем и сейчас хорошо проявляется даже на уровне всей биосферы.

## **Вопросы**

- Какие условия, по вашему мнению, должны быть соблюдены для того, чтобы ископаемые остатки живых организмов могли быть обнаружены и использованы для составления палеонтологической летописи?
- Сколько лет существуют на Земле эукариоты? Многоклеточные? Позвоночные? Млекопитающие? Высшие приматы? Человек? Голосеменные? Покрытосеменные растения?

## **§44. Эволюция жизни на Земле. Морфологические, молекулярно-генетические и географические данные**

Анализируя ископаемые остатки организмов, можно наблюдать изменения в эволюции как общего строения родственных организмов, так отдельных признаков признака. Степень сходства или различия отражает степень филогенетического родства.

К сожалению, не все группы живых организмов хорошо представлены в палеонтологической летописи. Поэтому нередко для установления **филогенетических связей** (греч. phylon – род, племя и genesis – происхождение) сравнивают признаки современных видов. Так, у млекопитающих обычно сравнивают строение скелета, количество, расположение и устройство зубов, у насекомых – расположение жилок на крыльях, у покрытосеменных – строение цветка.

Широкое распространение получил метод изучения молекулярных особенностей организмов, особенно сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей. Это универсальный признак, который есть у всех живых организмов.

Об эволюции видов и других таксонов свидетельствуют также географические данные: чем раньше и полнее произошла изоляция островов или материков, тем сильнее различаются заселяющие их живые организмы. Острова, никогда не соединявшиеся с континентами, отличаются отсутствием одних групп и необычайно высоким разнообразием других.

Среди первых исследований, показавших преемственность видов, сменяющих друг друга на Земле, были работы Владимира Онуфриевича Ковалевского. По ископаемым остаткам он установил историю возникновения современной лошади.

Далеким предкам современной лошади лет назад жили в лесах и были мелкими всеядными животными с пятипалыми конечностями. Затем, примерно 50 миллионов по мере уменьшения площади лесов в результате установления более сухого климата, они стали распространяться в степи. Постепенно они стали крупнее, сменился их образ жизни, они перешли на травоядное питание. Эти изменения можно было проследить по изменению их конечностей, черепов, зубов и т.д. Современные представления об эволюции лошади отражены на рис. 44 - 1.

Родственные отношения между видами выявляются и при сравнении строения **гомологичных органов**, т.е. органов, имеющих общее происхождение. Хотя у разных видов они могут быть приспособлены к выполнению различных функций и претерпевают некоторые изменения, тем не менее, их сходство легко обнаруживается (рис. 44 - 2). В противоположность этому **аналогичные органы**, выполняя одинаковую функцию, могут очень сильно различаться по строению, т.к. имеют самое разное происхождение. Пример тому крылья насекомых и крылья птиц, которые возникли независимо в разных группах животных.

Сходство признаков близких видов обеспечивается сходством их генов, унаследованных от общего предка. Каждый ген может со

временем мутировать. У близких видов спектр мутаций оказывается похожим. Впервые это явление обнаружил у растений наш знаменитый соотечественник Николай Иванович Вавилов. Он назвал его **законом гомологических рядов наследственной изменчивости**. Н.И.Вавилов предполагал, что этот закон должен действовать и на животных. Позднее его предположение было подтверждено (см. § 51).

Единство происхождения позвоночных животных обнаруживается при изучении их зародышевого развития. Начальные стадии развития эмбрионов оказываются очень похожими у представителей различных классов (см. § 47).

Некоторые органы, унаследованные от предковых форм, могут потерять свою функцию, но сохраниться в недоразвитом состоянии. Это **рудиментарные органы** (лат. rudimentum - зачаток). К рудиментарным органам относят глаза у кротов и слепышей, живущих под землей, тазовые кости у китообразных (рис. 44 - 3), хвостовые позвонки у человека и т.п. Наличие рудиментарных органов также отражает происхождение одних видов от других.

Рудиментарные органы, если они есть, присутствуют у всех особей вида. Однако иногда зачаточные признаки встречаются лишь у некоторых особей. Это **атавизмы** (лат. atavus - предок). Их появление свидетельствует о том, что гены, ответственные за данный признак, существуют, но в норме они не работают. И лишь у некоторых особей, обладающих определенным генотипом, происходит включение этих генов. Другими словами, это явление, обратное неполной пенетрантности (§25). Известные примеры атавизма у человека - развитие хвоста или обильного волосяного покрова на всем теле.

Еще одним важным доказательством эволюционного происхождения видов является их географическое распространение. Многие родственные виды ограничены одним районом. В других местах могут жить их функциональные аналоги: например, колибри - в Южной и Центральной Америке и цветочницы на Гавайских островах.

Своеобразие растительного и животного мира Австралии, бросающиеся в глаза различия Южной и Северной Америки, с одной стороны, и сходство Северной Америки и Евразии, с другой, всегда обращало на себя внимание натуралистов. Учитывая особенности фауны различных районов, по предложению английского биолога Альфреда Уоллеса, выделяют **шесть зоогеографических областей**: Палеарктическую, Неарктическую, Неотропическую, Австралийскую, Индомалайскую и Эфиопскую (рис. 44 - 4).

Причина отличия их растительного и особенно животного мира, по видимому, кроется в истории нашей планеты. Так, геологи установили, что земная кора вместе с верхним слоем мантии состоит из отдельных плит. Эти плиты медленно движутся относительно друг друга. Учитывая скорость и направление движения, ученые рассчитали, что примерно 200 миллионов лет назад все

континенты были объединены в единый суперконтинент, который назвали Пангея. Постепенно континенты разъединялись. Австралия отсоединилась около 90-100 миллионов лет назад, когда еще не было высших плацентарных млекопитающих. В результате почти все экологические ниши на этом континенте заполнили сумчатые животные (рис. 44 - 5). Северная и Южная Америки соединились Панамским перешейком всего несколько миллионов лет назад, поэтому сходство их фауны, обеспеченное небольшим количеством видов-мигрантов, весьма незначительно. А Евразия и Северная Америка дольше всего сохраняли связь в районе Берингова пролива. Основываясь на сходстве их фауны, Палеарктическую и Неарктическую области часто объединяют в Голарктическую область.

Расчеты геологов, показывающие существование связей между континентами до определенного времени, палеонтологическая летопись и данные современного распространения видов хорошо дополняют друг друга. На основании этих представлений можно по особенностям фауны определять примерное время возникновения островов.

Молекулярные данные оказались также очень информативными для установления родственных связей между организмами. Во второй половине двадцатого века начали определять аминокислотные последовательности белков (см. §6), затем последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах.

Процедура определения нуклеотидных последовательностей в ДНК (она носит название **секвенирование**, от англ. sequence - последовательность) к концу XX века стала достаточно рутинной процедурой, позволившей определить последовательности сотни тысяч генов. Их анализ производится с помощью компьютерных программ.

Изменение последовательности нуклеотидов в результате замены, выпадений, вставок происходит с определенной частотой постоянно. Чем больший промежуток времени отделяет расхождение организмов от общего предка, тем более значительные различия последовательностей мы наблюдаем.

Когда проанализировали тысячи нуклеотидных последовательностей, выяснились некоторые закономерности их изменений в ходе эволюции. Прежде всего, оказалось, что разные последовательности меняются с различными скоростями. Наименее подвержены изменениям последовательности, возникшие в эволюции давно и широко распространенные в мире живого. Например, очень консервативны гены рибосомных РНК, гены гистонов. А с наибольшими скоростями меняются гены РНК-содержащих вирусов (§9), причем в первую очередь меняются участки, которые узнаются иммунной системой организма-хозяина.

Вирус иммунодефицита человека, например, меняется с огромной скоростью, так что выделяемый из крови больного вирус может значительно отличаться от

того, который послужил источником заболевания. Мутируя с высокой скоростью, вирус как бы "прячется" от иммунной системы.

Кроме того, в результате сопоставления молекулярных данных с палеонтологическими установлено, что скорость изменений последовательностей нуклеотидов различна в разное время. Так, гены глобинов позвоночных менялись наиболее интенсивно 400-500 миллионов лет назад, потом скорость уменьшилась, и последние 100-200 миллионов лет гены глобинов почти не менялись.

Высокая скорость изменений не всегда означает, что мутации происходят с более высокой частотой. Скорость спонтанного мутирования может оставаться и постоянной. Но подавляющая часть мутаций, как правило, снижает жизнеспособность их носителей, а 400-500 миллионов лет назад среди мутировавших генов глобинов оказались такие, которые давали их обладателям преимущества в размножении. Поэтому они распространялись с более высокой частотой, и таким образом происходила "фиксация", т.е. быстрое закрепление некоторых из мутантных вариантов.

Молекулярные данные дали интересные сведения о филогенетических связях организмов. Так, изучая последовательности генов рРНК, удалось сравнить очень далекие организмы: бактерии и эукариоты. Как и ожидалось, они очень сильно различаются, но, что оказалось достаточно неожиданным, эубактерии и архебактерии резко отличаются друг от друга (рис. 44 - 6). На основании этих исследований и, принимая во внимание другие их различия (§21), было предложено выделять два надцарства прокариот наряду с надцарством эукариот. Учитывая скорость изменения гена рРНК малой субъединицы рибосом, можно датировать время разъединения этих двух групп бактерий 3,5 миллиардов лет назад.

Как вы помните, рибосомы присутствуют не только в цитозоле, но и в таких клеточных органеллах, как митохондрии и хлоропласты (§§ 13,14,16). Рибосомы цитозоля и органоидов отличаются: в цитозоле они прежде всего крупнее, кроме того, синтез белка в цитозоле останавливается под действием одних ингибиторов, а в органеллах и у прокариот - других. Эти факты, а также то, что ДНК органелл имеет кольцевую форму, так же как и ДНК прокариот, в свое время заставили многих ученых поддержать идею о том, что митохондрии и хлоропласты появились в клетке в результате симбиоза. Считается, что это наиболее вероятный путь возникновения эукариот - установление жесткой и

обязательной связи между прокариотами, жившими вначале в симбиотических отношениях друг с другом.

Этот путь эволюции обычно называют **симбиогенезом**. Основной вклад в развитие представлений о роли симбиогенеза в эволюции принадлежит американской исследовательнице Линн Маргелис (Маргулис). Хотя впервые эта идея была высказана нашим соотечественником Андреем Сергеевичем Фаминцыным во второй половине XIX века, а сам термин был предложен несколько позже Константином Сергеевичем Мережковским.

Данные анализа нуклеотидных последовательностей генов рРНК (рис. 44 - б) еще раз подтверждают сходство эубактерий с митохондриями и хлоропластами, а, следовательно, и гипотезу симбиотического происхождения этих органоидов.

## Вопросы

- Можно ли построить филогенетические деревья с участием про- и эукариот, используя иные, чем нуклеотидные последовательности генов, признаки?
- Вспомните курсы ботаники и зоологии и приведите примеры аналогичных и гомологичных органов.
- Какие события в эволюции позвоночных проходили 400-500 миллионов лет назад?
- Как вы думаете, у каких вирусов мутации идут с более высокой скоростью: ДНК- или РНК-содержащих?
- Учитывая материал этого параграфа, внесите изменения в рисунок 21 - 3.

## Глава VII. Эволюция живого

В настоящее время подавляющее большинство ученых считает, что современное разнообразие жизни на Земле сложилось в ходе длительной эволюции. Меняется генетическое разнообразие популяций, эволюционируют виды, сообщества, биогеоценозы и биосфера в целом. Что же касается механизмов эволюции, ее движущих сил, направленности и т.д., то существует ряд гипотез, по-разному их объясняющих. Все они основаны на том или ином фактическом материале.

### § 45. Механизмы эволюции

В середине XIX века был предложен механизм эволюционного процесса, в ходе которого возникает гармоничное устройство живых организмов, приспособленных для жизни в определенных условиях. Это **естественный отбор**, т.е. выживание и участие в размножении наиболее приспособленных особей.

Основой для действия отбора является генетическая неоднородность популяций (§31), которая создается преимущественно процессами мутирования и рекомбинации.

Кроме естественного отбора, связанного с влиянием природных факторов, существует **искусственный отбор**, который целенаправленно проводит человек, создавая новые породы и сорта домашних животных и растений.

Результат отбора - длительное и направленное изменение генетической структуры популяции или вида в целом. В зависимости от результата выделяют несколько форм отбора: **движущий**, **стабилизирующий** и т.д.

Открытие механизма эволюции принадлежит двум выдающимся английским натуралистам - Чарльзу Дарвину и Альфреду Уоллесу, пришедшим к очень близким взглядам независимо друг от друга. Кроме того, Дарвин сформулировал и другое важное заключение - общность происхождения всех живых существ. Так как Дарвин дал более четкое и полное обоснование своих эволюционных представлений, то именно он считается основоположником современной теории эволюции.

Французский исследователь Жан Батист Ламарк был одним из первых, кто сформулировал эволюционные представления в более или менее полном виде. Было это в начале XIX века.

Ламарк считал, что эволюция определяется сочетанием изменчивости всех живых существ, их врожденного стремления к совершенствованию и наследования приобретенных в результате совершенствования признаков.

Наиболее известный пример такого толкования эволюции - это объяснение того, как возникла длинная шея у жирафа. Ламарк утверждал следующее:

- Пусть существовал вид животных, питавшихся листьями деревьев.

- Могло случиться так, что все листья, до которых могли дотянуться животные, были съедены.

- Стремясь дотянуться до высоко расположенных листьев, предок жирафа должен был постепенно вытягивать шею.

- Постоянное упражнение привело к удлинению шеи, и следующее поколение оказывалось более длинношеим, чем предыдущее. - Упражняясь, особи этого поколения в свою очередь также удлиняли шею, что в конце концов привело к появлению нового вида - жирафов.

Сейчас мы знаем, что изменения в строении организма, вызванные упражнениями органов, развиваются в пределах нормы реакции признака и являются модификациями (§30), т.е. наследоваться не могут.

Реальность крайне высокой изменчивости была установлена в наблюдениях Дарвина и Уоллеса. Особенно наглядна изменчивость у одомашненных видов. Дарвин описал резко различные породы домашнего голубя. Часто они так не похожи друг на друга, что любой систематик того времени должен был бы их отнести к разным видам (рис. 45 - 1).

Заслуга Дарвина еще и в том, что он разграничил две формы изменчивости: модификационную и наследственную (он называл их определенной и неопределенной изменчивостью).

Для Дарвина и Уоллеса также было очевидно, что в природе численность любого вида не беспредельна. И тогда родилась мысль о том, что в популяциях происходит **борьба за существование**, т.е. борьба за жизненные ресурсы. В результате не все особи одного вида выживают, а точнее - не все способны оставить жизнеспособное потомство, происходит отбор наиболее приспособленных. Достаточно совсем незначительных изменений, улучшающих приспособленность, и через несколько поколений потомки таких особей будут преобладать в популяции.

Для количественной характеристики отбора можно использовать так называемую **относительную приспособленность** ( $w$ ). Эта мера меняется от 0 до 1. При  $w=0$  все особи гибнут, не оставляя потомства. При  $w=1$  все возможности передачи генетической информации следующему поколению реализуются. Дополнение относительной приспособленности до 1, т.е. величина  $1-w$ , называется **коэффициентом отбора**. Фактически это скорость уменьшения частоты того или иного генотипа в результате отбора.

Таким образом, отбор направлен на отдельные особи, т.е. целостные организмы. Естественно отбор идет по фенотипам, но результаты отбора проявляются в изменении генетической структуры

популяции (§31). Отбор возможен только в том случае, когда в популяции есть генетическая неоднородность.

Так, в начале XX века Вильгельм Иогансен экспериментировал с семенами разных растений фасоли и вел селекцию на увеличение и уменьшение размеров семян. Отбор был успешным, и вскоре он получил растения с мелкими и крупными семенами. Далее Иогансен решил проверить, насколько успешным будет отбор, если вести его среди растений, которые имеют одинаковую наследственность. Для этого путем многократного самоопыления фасоли он получил наборы генетически идентичных растений - линии. Однако высаженные на экспериментальном участке генетически одинаковые растения давали разные по размеру семена. Как и в предыдущем случае, Иогансен начал вести отбор на увеличение и уменьшение размера семян. Однако отбор был безуспешным. Растения, выращенные из самых крупных семян, давали в среднем такие же семена, как и растения, выращенные из самых мелких. Таким образом, в данном случае есть изменчивость, есть отбор, но нет эволюции. Следовательно, материалом для эволюции может быть только наследственная изменчивость.

Если использовать в качестве примера возможную эволюцию жирафа, то, с точки зрения Дарвина и его последователей, она должна была идти так:

- Среди предков жирафа всегда поддерживалась изменчивость по длине шеи.

- При изменении природных условий (например, во время засухи, когда травы и кустарники погибали) преимущество получали особи с длинной шеей. Формы с короткой шеей погибали.

- В результате особи с более длинными шеями оставляли потомство.

- Через ряд поколений благодаря направленному отбору появились жирафы современного типа.

В 1859 г. Дарвин напечатал свою знаменитую книгу “Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь”. В ней он привел известные в то время доказательства эволюции и обосновал свою теорию. В очень краткой форме сущность представлений Дарвина можно сформулировать в виде триады: изменчивость - наследственность - естественный отбор.

Однако Дарвин хорошо представлял себе то, что предлагаемая им концепция может решить далеко не все проблемы. Можно себе хорошо представить и даже проверить в эксперименте, как действует естественный отбор на популяционно-видовом уровне организации живого. Но что определяет эволюцию на надвидовом уровне?

Дарвин выделил несколько затруднений, встречаемых его теорией. Так, в палеонтологических данных редки переходные формы. Дарвин считал, что это связано с неполнотой данных. Вместе с тем сейчас о вымерших животных и растениях мы знаем много больше, чем современники Дарвина, однако проблема сохраняется.

Есть признаки, приспособительное значение которых сомнительно, т.е., по сути дела, бесполезные. Действовал ли естественный отбор на них?

Есть и признаки крайне сложные (в том числе поведенческие, такие как сложные врожденные формы поведения - инстинкты). Их эволюционное появление тоже трудно представить. Сам Дарвин в качестве примера приводил изящно и экономично организованные соты медоносных пчел.

Во времена Дарвина не знали природу неопределенной изменчивости. Только в начале XX века генетики установили, что это - мутации. Синтез генетики и теории эволюции получил название **синтетической теории эволюции** (§ 48).

Дарвин постулировал, а генетики позднее подтвердили, что мутации - основной материал для отбора - возникают случайным образом.

Убедительные доказательства этому получено в опытах с кишечной палочкой и фагом T1, который вызывает ее гибель (рис. 45 - 2). Если высевать бактерии в чашки Петри на питательную среду, содержащую фаговые частицы, то иногда некоторые бактерии не погибают, а начинают расти и образовывать колонии. То есть они оказываются устойчивыми к действию фага. Можно было бы думать, что именно содержание фага в питательной среде индуцирует мутации, и в результате возникают устойчивые мутанты. Американские генетики Джошуа и Эстер Ледерберги применили **метод реплик**. Суть его в следующем. Они взяли болванку диаметром, равным диаметру чашки Петри, обтянутую стерильным бархатом, прикоснулись ею к бактериям, растущим на среде без фага, а затем перенесли отпечаток в несколько чашек Петри со средой, содержащей фаговые частицы. Во всех этих чашках появились колонии устойчивых к фагу бактерий, причем ориентация их была одинаковой во всех чашках. Это доказывало, что мутации произошли спонтанно еще до встречи бактерий с фаговыми частицами, а при переносе бактерий на зараженную среду произошел отбор мутантов.

Кроме мутационного процесса, материал для отбора поставляют рекомбинационный процесс и изменение генетической структуры популяции, связанное с колебаниями ее численности (§§ 31, 33), они также носят случайный характер. Направление эволюции определяет отбор, говорят, что ему принадлежит “творческая” роль.

Есть несколько типов отбора, отличающихся друг от друга по своим результатам. Так, **движущий** (или **направленный**) **отбор** приводит к тому, что среднее значение признака сдвигается в каком-то определенном направлении (рис. 45 - 3). Именно эту форму отбора имел в виду Дарвин. Примеры движущего отбора можно обнаружить чаще всего. Среди них - выработка в разных групп вредителей устойчивости к ядохимикатам, а у бактерий-возбудителей заболеваний - к антибиотикам.

Известное проявление движущего отбора - так называемый индустриальный меланизм, явление, связанное с загрязнением среды в результате промышленных выбросов. Например, в Великобритании был выявлен устойчивый сдвиг в сторону преобладания темной формы бабочки

березовой пяденицы (рис. 45 - 4). Эксперименты показали, что светлые бабочки хорошо маскируются на стволах деревьев, покрытых лишайниками. но в результате загрязнения лишайники погибают, стволы деревьев темнеют. Птицы быстро обнаруживают светлых насекомых на темных стволах деревьев и поедают их. Темная же форма в этих условиях получает преимущество.

Искусственный отбор - это, как правило, тоже направленный отбор. Но в этом случае его ведут не по приспособленности, а по тем признакам, которые интересуют человека. Вы все хорошо представляете разнообразие пород собак (рис. 45 - 5), среди которых есть огромные и очень маленькие. Некоторые породы доведены отбором до такого состояния, что фактически могут считаться разными видами, так как заведомо не могут скрещиваться.

Конечно, при искусственном отборе для передачи отселектированных признаков из поколения в поколение часто приходится использовать специальные меры, например, скрещивать только определенных животных (см. гл. IX).

Другой тип отбора - **разрывающий**, или **дизруптивный** (лат. disruptus - разорванный) (рис. 45 - 6). Такой отбор идет тогда, когда обстановка благоприятствует каким-то двум (и более) формам с разными генотипами. В результате в одном месте могут устойчиво встречаться несколько разных морф разного вида.

Хорошо изученный пример - это растущий на горных лугах Кавказа большой погребок. Если луг не выкашивается, то погребок на этом лугу цветет все лето. На лугу, который выкашивается каждый год в середине лета, очень часто встречаются раннецветущие и рано плодоносящие погребки. Кроме того, появляется форма, которая цветет позднее. Подобные растения ко времени покоса еще очень низки, и коса их не срезает. После покоса эти погребки начинают быстро расти, зацветают и плодоносят. Так появляются две субпопуляции погребков, которые между собой не скрещиваются.

Две морфы у двухточечной божьей коровки (рис. 31 - 1) - это также результат дизруптивного отбора: красная форма лучше перезимовывает, но сильнее погибает летом, а черная форма лучше выживает в летний период.

Представление о **стабилизирующем** (или **центростремительном**) **отборе** было развито в основном в трудах нашего выдающегося эволюциониста и зоолога Ивана Ивановича Шмальгаузена. Эта форма отбора характерна для ситуации, когда условия обитания длительное время остаются почти неизменными. Тогда выживают организмы со средним значением признака, а вот уклонившиеся особи гибнут (рис. 45 - 7). Со временем это приводит к сужению нормы реакции.

Один из наиболее известных примеров действия стабилизирующего отбора - это судьба домовых воробьев, пострадавших после сильного снегопада и ветра в Нью-Йорке. Погибли особи либо с очень длинными, либо с укороченными крыльями.

Можно представить себе и противоположную ситуацию, например, расширение экологической ниши. В этом случае отбор будет благоприятствовать формам с широкой нормой реакции, которые сохраняют среднее значение признака (или признаков). Такой тип отбора был назван Джорджем Симпсоном **центрально-жестким**. Часто его называют **дестабилизирующим**.

Нередко отбор в целом сравнивают с ситом, через которое проходит популяция. Эта поверхностная аналогия позволяет в какой-то степени понять именно его упорядочивающую (поддерживающую) роль. Но, как можно видеть, на популяционно-видовом уровне отбор, значительно и направленно изменяя фенотипическую и генотипическую структуру популяции, может выполнять и другую роль - творческую.

## Вопросы

- Сравните взгляды Дарвина и Ламарка.
- Чем различаются естественный и искусственный отбор?
- В опыт взяли 50% растений, гомозиготных по доминантному гену (AA) и 50% - по рецессивному (aa). Они начинают размножаться с помощью перекрестного опыления. Гомозиготы aa обладают пониженной приспособленностью, только половина из них способна участвовать в размножении и оставлять потомство. Какова будет частота гаметы a через 2 поколения? Через 5 поколений? Через 10 поколений?
- Имелось две популяции одного вида с одинаковыми численностью и генофондом, находящихся в одинаковых условиях. В одной из них появился ген, который приводит к резкому снижению численности потомства, в среднем до двух особей на одну родительскую пару за все время репродуктивного периода. В другой популяции численность потомков одной пары превышает пятьдесят особей. Как вы думаете, какова судьба этих популяций? Свой вывод обоснуйте.

## §46. Микроэволюция

Каждая популяция обладает свойственным только ей генофондом (§31). Кроме того, на нее влияет такое сочетание абиотических и биотических факторов, которое на поверхности Земли больше нигде не

повторяется. Именно поэтому соседние популяции одного вида обычно непохожи друг на друга. Изменения идут в популяциях постоянно, но результаты их различны. В одних случаях популяции могут сохранять стабильность (§33), в других - эволюционные процессы приводят к значительному их изменению. Один вид может смениться другим. Нередко происходит полное исчезновение, или вымирание, того или иного вида.

Если популяции изолированы друг от друга и не обмениваются генетической информацией, то в результате изначальных различий генофондов и постепенной эволюции расхождения между ними достигают такого уровня, что особи из разных популяций не способны скрещиваться или давать плодовитое потомство. Это означает появление новых видов. Всю совокупность эволюционных процессов и явлений на популяционно-видовом уровне принято называть **микрорезволюцией**.

Для того, чтобы межпопуляционные различия накопились и достигли уровня межвидовых, в свою очередь, также требуется **репродуктивная изоляция** популяций. Причины ее могут быть различны.

Наиболее распространена **географическая изоляция**, когда ареал вида разделен на части различными географическими барьерами (§34). Со временем популяции будут **дивергировать** (лат. *divergo* - отклоняюсь), различия между ними будут нарастать и могут достичь видового уровня, т.е. произойдет **видообразование**. Такое видообразование называют **географическим** или **аллопатрическим** (греч. *allos* - другой, *patris* - родина). Оно широко распространено в природе, и его обычно рассматривают как основной способ видообразования.

Результатом аллопатрического видообразования обычно являются эндемичные виды. В качестве примера можно привести фауну островов. Чем раньше остров отделился от материка, тем более своеобразный набор видов его населяет. Так, на изученных Ч. Дарвином Галапагосских островах, отделенных от побережья Южной Америки около 1000 км, только 15% видов птиц одинаковы с материковыми, а 85% - уникальны.

Подобные же примеры дает нам изучение фауны озер тектонического происхождения. Так, в озере Байкал существуют десятки эндемичных видов планарий и сотни - бокоплавов.

С аллопатрическим видообразованием обычно связано существование так называемых **викарирующих видов** (лат. *vicarius* - замещающий). Это близкие виды, ареалы которых географически как бы дополняют друг друга. Можно думать, что существование форм с такими ареалами отражает завершившийся процесс видообразования. Когда-то существовавший исходный вид был расселен широко, его обширный ареал был разделен географическими барьерами на части, и в пределах каждой части сформировался свой особый вид (рис. 46 - 1).

Так, два очень близких вида саранчовых - итальянский и светлокрылый прус, видимо, сформировались во время похолоданий четвертичного периода в

результате расчленения обширного ареала их общего предка на западную и восточную части. Сейчас эти виды занимают очень близкие экологические ниши - предпочитают полупустыни, питаются близкими видами растений, развиваются в одни и те же сроки. Но итальянский прус распространен от Средиземноморья до приалтайских степей и способен к массовому размножению, а светлокрылый - расселен от тех же степей до Тихого океана и не дает всплеск численности. Области их распространения перекрываются в узкой полосе в несколько десятков километров шириной.

При экологической изоляции, когда дивергируют популяции, занимающие одну территорию, происходит **экологическое** или **симпатрическое** (греч. *syn* - вместе) **видообразование**.

Примеров симпатрического видообразования, известно не так много. Один из них - это кавказский погремек (§ 45), популяции которого репродуктивно изолированы за счет разных сроков размножения. Можно себе представить дивергенцию популяций насекомых, специализированных на питании разными видами растений (§ 32) и т.д.

К симпатрическому относят видообразование у растений, связанное с полиплоидизацией. Так, возникшие тетраплоидные формы будут репродуктивно изолированы от исходных диплоидных растений, т.к. гибриды между ними - триплоиды, стерильны из-за нарушений, возникающих в мейозе. Таким образом, предком нового вида может являться единственная особь, а сам процесс появления нового вида ограничен одним поколением. Такое видообразование называют **внезапным** (или мгновенным).

Обычно же эволюционирует популяция в целом. Процесс распространения мутаций в популяции занимает много поколений. Кроме того, каждая вновь возникшая мутация обычно приносит лишь небольшие изменения в фенотип. Требуется длительное время, прежде чем в результате накопления мутаций возникла репродуктивная изоляция. Это **постепенное видообразование**. Судя по палеонтологическим данным, имеющимся для ряда млекопитающих (от полевок до зубров), оно занимает от 5 до 300 тысяч лет.

Образование двух и более новых видов на основе расхождения (дивергенции) популяций исходного вида - не единственный путь видообразования. Если вид представлен одной популяцией или между популяциями сохраняется интенсивный генетический обмен, то такой вид будет эволюционировать как единое целое. В случае говорят о **филетическом видообразовании**. Оно не сопровождается увеличением числа видов.

Известны примеры удивительного постоянства видов. В настоящее время находят "живые ископаемые" - виды, существующие без явных морфологических изменений десятки и сотни миллионов лет (из растений - голосеменное гингко, из животных - кистеперая рыба латимерия (рис. 46 - 2), пресмыкающееся гаттерия).

## Вопросы

- Объясните подробно причину стерильности гибридов между ди- и тетраплоидами?
- Могут ли триплоиды давать потомство хотя бы с невысокой частотой? А если могут, от чего зависит эта частота?
- Попробуйте определить, что такое вид (вспомните материал §§ 34-35).
- Приведите примеры непрерывной и прерывистой географической изменчивости.
- Как вы думаете, какие причины могут приводить к вымиранию видов?

## § 47. Макроэволюция

Эволюционный процесс, создающий и закрепляющий различия генофондов популяций, не заканчивается образованием видов. Затем непохожесть новых видов продолжает углубляться. Различия достигают уровня межродовых, межсемейственных и т.д. Подобные расхождения могут возникать не только за счет эволюционных изменений видов, но и в результате вымирания промежуточных форм. Это - процесс **макроэволюции**.

Исследования макроэволюции основываются в первую очередь на вымерших живых существах, а также на их сопоставлении с современными видами и на сравнении современных представителей различных таксонов. Основная цель макроэволюционных исследований - это установление закономерностей развития органического мира.

Новые признаки, которые сначала возникают у небольшого числа особей, а потом распространяются по популяции, могут быть разными. Их общая черта состоит в том, что они, как правило, приспособительны, адаптивны. Иногда они могут быть нейтральными.

Одни изменения незначительны, например, увеличение или уменьшение размеров хвоста, изменений в окраске и т.д. Другие же могут быть очень существенными, усложнять и совершенствовать строение организмов, давая им возможность выйти за пределы среды, в которой обитали их предки. Такого рода изменения называются **ароморфозами** (греч. *aigo* - поднимаю и *morphosis* - форма) (рис. 47 - 1). Оказавшись в новой среде, организмы быстро дивергируют, занимая все доступные экологические ниши. При этом одни приспособления к окружающей среде заменяются на другие без усложнения организмов. Такие изменения называют **идиоадаптациями** (греч. *idios* - особый) (рис. 47 - 1).

Одним из наиболее значительных ароморфозов было появление многоклеточности (§ 21). Многоклеточность дала возможность быстрой дальнейшей эволюции за счет появления различных вариантов строения.

В основе возникновения млекопитающих также лежит ароморфоз. В этом случае усложнение организмов было связано с появлением постоянной и высокой температуры тела, совершенствованием строения легочной и кровеносной систем.

Ароморфозы - это не только появление новых признаков, но и значительная перестройка всего индивидуального развития организмов. Например, выход позвоночных на сушу - это типичный ароморфоз, который сопровождался многочисленными изменениями всех жизненных органов. В то же время способность к обитанию в воздушной среде, появившуюся еще у двоякодышащих рыб и позволившую им переживать периоды засухи в норах на дне пересохших водоемов, следует рассматривать скорее как идиоадаптацию.

Все ароморфозы, а также и многие идиоадаптации, могут быть представлены как своеобразные шаги по пути **морфологического** или **мофофизиологического прогресса**, т.е. постепенного усложнения организованности живых существ в ходе эволюции жизни на Земле. Можно наблюдать и **регресс** (лат. regressus - движение назад), т.е. упрощение строения, часто связанное с освоением особых экологических ниш. В этом случае происходит специализация организма.

Если специализация проявляется в одностороннем развитии одних органов и частичной редукции других, то это - путь **теломорфоза** (греч. telos - конец) (рис. 47 - 1). Может происходить и **дегенерация** (лат. degenero - вырождаюсь) - общее упрощение организма, часто связанное с переходом к прикрепленному образу жизни или к паразитизму. В последнем случае у видов нередко исчезают органы чувств, движения, пищеварительная система.

Развитие представлений о направлениях эволюции связаны с именами наших соотечественников И.И.Шмальгаузена и Алексея Николаевича Северцова, а также американского палеонтолога Джорджа Симпсона.

На путь ароморфоза легче вступают неспециализированные или малоспециализированные организмы. По-видимому, они более или менее одинаково приспособлены к разным условиям, поэтому потенциально способны эволюционировать в нескольких направлениях. В то время как существование специализированных организмов сильно зависит от конкретной среды обитания.

Поясним это на конкретном примере. Представим себе, что некий вид растений занимает ареал, охватывающий разные природные зоны. Пусть от этого

вида отделился подвид, который стал приспосабливаться к обитанию во влажном районе. В конечном счете, этот подвид может стать настолько отличным от исходного вида, что превратится в самостоятельный вид. Этот вид приобретет новые признаки, которые позволяют ему существовать в условиях повышенной влажности. При этом признаки, обеспечивающие устойчивость к засухе, будут утрачены, так как против них будет действовать отбор. Теперь представим себе, что условия обитания этих двух видов - специализированного и неспециализированного - изменились. Если климат становится более влажным, то специализированный влаголюбивый вид будет процветать, но и неспециализированный сможет адаптироваться. Если же, наоборот, климат становится более засушливым, то неспециализированный вид приспособится и к этим условиям, так как сохраняет признаки, необходимые для существования при дефиците воды. В то же время вид, приспособившийся к жизни в условиях увлажнения, может и исчезнуть, поскольку ему для адаптации к сухости надо пройти более длинный эволюционный путь. Таким образом, неспециализированный вид потенциально может дать начало большему числу видов, чем вид, далеко зашедший в своей специализации.

Вы знаете, что особи одного вида конкурируют за ресурсы, необходимые для жизни, и в этой борьбе побеждают более приспособленные. Что же происходит с неудачниками - теми, кто проигрывает соревнование за обладание ограниченными ресурсами? Судьба их незавидна. Такие особи либо гибнут, либо вытесняются на край ареала, в неблагоприятные для вида условия, и влачат там жалкое существование.

Среди неудачников идет отбор на приспособленность к новым (неблагоприятным) условиям, причем этот отбор намного более жесткий, чем отбор среди особей, живущих в благоприятных для вида условиях. Соответственно, и эволюция среди неудачников идет быстрее. В некоторых случаях это может приводить к сильному отклонению в строении особей, которые оказались в неблагоприятных условиях, от исходного вида, и в конечном счете может сформироваться новый вид. Можно сказать, что эволюцию двигают неудачники. Так, однако, происходит не всегда. Дело в том, что для того, чтобы шел отбор, необходима сама возможность выбора. Понятно, что чем больше особей, тем большее число разнообразных вариантов в их строении, поведении, устойчивости к болезням и т.п. можно обнаружить, а значит, имеется материал для отбора. В то же время, численность популяций неудачников обычно невелика, а потому маловероятно, чтобы среди них возникли особи, обладающие особенностями, выгодными в неблагоприятных условиях. Поэтому, хотя эволюция среди неудачников может идти быстро, для того, чтобы это произошло, нужно счастливое стечение обстоятельств.

Следует различать морфологический и **биологический прогресс**. Последний выражается в том, что устойчиво увеличивается численность особей популяции или вида, расширяется ареал, происходит дивергенция и образование новых видов. Биологический прогресс далеко не всегда совпадает с морфологическим. Другими словами, хорошая приспособленность организмов не обязательно связана со сложной организацией. Именно поэтому мы наблюдаем сейчас сосуществование в экосистемах организмов самых разных

уровней организации: бактерий и цветковых растений, цианобактерий и приматов.

Большой вклад в понимание закономерностей макроэволюции внесли эмбриологические исследования.

Немецкий натуралист Фриц Мюллер во второй половине XIX века, исследуя индивидуальное развитие различных видов ракообразных, обнаружил, что в ходе онтогенеза многие животные как бы повторяют эволюцию.

Такие же наблюдения сделаны при изучении других видов. Например, в развитии зародыша млекопитающего можно выделить стадию, на которой он напоминает рыбу - у него имеются жаберные щели, которые потом исчезают (рис. 47 - 2). У зародыша бесхвостых млекопитающих, в частности человека, на определенной стадии образуется хвост, который потом также редуцируется.

Э.Геккель абсолютизировал эти закономерности и сформулировал **биогенетический закон**, согласно которому эволюция идет за счет добавления новых стадий развития и новых признаков к уже существующим у предкового организма. Однако, это закон не является универсальным. Уже Мюллер обнаружил то, что новые признаки, приводящие к существенному отклонению от предковой формы, могут появляться и на начальных стадиях онтогенеза. В этом случае онтогенез может и не отражать филогенез.

Некоторое подтверждение биогенетического закона получено в генетических экспериментах при изучении развития насекомых. В частности, показано, что усложнение организации беспозвоночных в линии, ведущей к насекомым, связано с увеличением числа регулирующих генов. Новые гены возникают в результате дубликации предшествующих и их последующей дивергенции.

Не удивительно, что зародыши разных классов позвоночных на больше похожи друг на друга ранних стадиях развития, чем на поздних этапах (рис. 47 - 2). Онтогенез можно представить как цепь событий, и каждое последующее событие зависит от предыдущего. В этих условиях малейшее отклонение в "траектории" онтогенеза на начальных этапах может привести к значительному отклонению в конце пути, т.е. у взрослого организма. Поэтому ранние стадии развития более консервативны, т.к. они более жестко контролируются естественным отбором.

Сопоставление данных анализа нуклеотидных и аминокислотных последовательностей с морфологическими исследованиями выявило несовпадение скоростей их эволюционных изменений. Так, скорости аминокислотных замен в белках лягушек и млекопитающих принципиально не отличаются, в то время как морфологическое разнообразие млекопитающих и лягушек не сопоставимо.

Подобное несоответствие обнаруживается при сравнении аминокислотных и нуклеотидных последовательностей человека и высших обезьян. Их морфологические различия настолько значительны, что систематики отнесли их к разным семействам. Однако данные молекулярного анализа свидетельствуют о том, что их белки и ДНК идентичны на 99%. Другими словами, морфологическая эволюция в филогенетической линии, приведшей к человеку, происходила с очень большой скоростью и не сопровождалась большим изменением молекулярных признаков.

## Вопросы

- В чем выражается усложнение организации многоклеточных по сравнению с одноклеточными?
- Какие новые экологические ниши, по вашему мнению, смогли занять многоклеточные на первых этапах своего возникновения?
- Что такое идиоадаптация? Приведите примеры.
- Охарактеризуйте различия морфологического и биологического прогресса. Приведите примеры.
- Приведите пример регресса, связанного с паразитизмом. Поясните.
- Приведите примеры узкой специализации организмов, теломорфоза.
- Может ли в результате регресса образоваться вид организмов, абсолютно похожий на предковую форму?

## §48. Теории эволюции

Выход в свет книги Дарвина “Происхождение видов...” положил начало многолетним спорам об эволюции, ее механизмах и закономерностях. Против эволюционистов ополчились сторонники представлений о неизменности видов, созданных Богом, да и в среде последователей эволюционных взглядов не было единодушия.

В настоящее время большинство биологов придерживаются **синтетической теории эволюции**, которая является развитием дарвинизма и основана на широком использовании достижений генетики (§45). Кроме неё, существуют разнообразные теории эволюции, обычно называемые **недарвиновскими**.

Таких теорий довольно много. В них эволюция объясняется не так или не совсем так, как это делал Дарвин. Часто в этих теориях нет доказательств того, что Дарвин не прав, просто предлагаются еще и другие механизмы эволюции. Поэтому они нередко дополняют, а не отвергают дарвиновские представления.

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) была создана в 30-40-годы XX века благодаря исследованиям наших выдающихся соотечественников С.С.Четверикова, Юрия Александровича Филипченко, Ф.Г. Добржанского, И.И.Шмальгаузена, Николая Ивановича Вавилова, Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского, американского эволюциониста Эрнста Майра, англичанина Джулиана Хаксли и многих других.

СТЭ дает убедительное объяснение механизмов эволюции (§45), утверждая, что единственным направляющим фактором эволюции является отбор, а материал для отбора поставляют изменения генофонда популяции в результате случайных мутаций, рекомбинаций или колебаний численности. Таким образом, эволюция возможна только при наличии генетического разнообразия особей в популяции или, другими словами, эволюционируют не особи, а популяции.

Не только отбор может играть творческую роль. Получены убедительные доказательства того, что в небольших популяциях эволюция может направляться генетико-автоматическими процессами (§31).

Кроме этого, в СТЭ сформулировано положение о том, что эволюция идет в результате постепенного накопления мелких генетических изменений.

В СТЭ вид выступает как изолированный генофонд, внутри которого возможен обмен генетической информацией между разными популяциями, какими бы различными они не были. Отсюда вытекает одно важное следствие: этот критерий вида нельзя использовать для тех организмов, которые размножаются без полового процесса.

Еще одно важное положение СТЭ касается характера эволюции, которая сопровождается процессом дивергенции таксонов. В результате дивергенции, с одной стороны, каждый вид может дать начало двум или нескольким дочерним видам, а с другой, каждый вид имеет своим предком только один вид или одну популяцию.

Не все накопленные биологией и палеонтологией факты находят свое объяснение в синтетической теории эволюции.

Многие исследователи (особенно палеонтологи, изучавшие вымершие виды) обращали внимание на отсутствие промежуточных форм и наличие сравнительно коротких временных промежутков, когда происходили массовые вымирания и, наоборот, появления живых существ. Так появились теории, в которых предлагались иные ведущие механизмы эволюции - например, резкие крупные перестройки организации либо канализированность эволюции. Роль дарвиновской триады - естественного отбора, изменчивости и

наследственности - при этом либо отрицалась вообще, либо этим механизмам отводились последние места.

Другие эволюционисты пытались развить представления о том, что на протяжении геологического времени характер законов эволюции меняется. Грубо говоря, в какие-то временные промежутки эволюция может определяться теми механизмами, которые выделили Дарвин и Уоллес, а на других этапах - иными законами.

Остановимся только на нескольких, может быть, наиболее интересных из таких теорий.

Вскоре после выхода в свет книги Дарвина русские естествоиспытатели Карл Федорович Кесслер и Петр Алексеевич Кропоткин выступили против односторонности в оценке борьбы за существование. Ей может быть противопоставлена **взаимопомощь**, которая особенно характерна для взаимоотношений между особями одного вида. По мнению Кропоткина, основывавшегося на анализе многочисленных данных по поведению особей в семьях и стадах, взаимопомощь вообще является главным фактором эволюции. В нашем веке эти представления в какой-то степени родились заново в виде представлений о так называемом **групповом отборе** (отбор действует на группы особей и отбирает целые группы) и **альтруизме**.

Наш соотечественник - палеонтолог Дмитрий Николаевич Соболев считал, что характер эволюционного процесса определяется типичными для истории Земли **циклическими катастрофами**, т.е. катастрофами, которые повторяются через какие-то промежутки времени. В этом отношении он был близок к воззрениям Кювье (§43). Вместе с тем Соболев предполагал, что на различных стадиях цикла сменяется значение разных эволюционных законов (наследственности и сохранения видов, эволюции и органического роста, обратимости эволюции и упрощения организации, прерывистости).

Теорию **нормогенеза** (греч. *nomos* - закон), или закономерного эволюционного изменения видов, разработал крупнейший русский биолог и географ Лев Семенович Берг в начале XX века. Согласно его представлениям, эволюция является закономерным развертыванием эволюционных задатков вида. То, как будет эволюционировать вид, определяется скрытыми внутренними факторами. Поэтому эволюция вида и надвидовых таксонов закономерна.

Берг не считал необходимым объяснять, почему вид изменяется в какую-то одну сторону. Он полагал, что способность вида изменяться направленно, нужно принимать как факт, что это внутреннее свойство живого. В споре с Дарвином главным аргументом Берг считал то, что наблюдаемая в природных популяциях изменчивость не случайна.

Сейчас понятно, что изменчивость особей внутри вида всегда в какой-то степени ограничена - канализирована. Ограниченность изменчивости, ее канализированность отнюдь не противоречит дарвиновскому принципу отбора.

Автором другой известной недарвиновской теории эволюции видов - теории **системных мутаций** - является выдающийся немецкий ученый Рихард Гольдшмидт. Он считал, что принцип накопления мелких наследственных уклонений может объяснять, как вид приспособливается к меняющимся условиям. Новый вид не возникает и в принципе не может возникнуть путем накопления мелких уклонений. Приспособливающийся вид меняется, реализуя уже существующую изменчивость, само же приспособление заключается в том, что

уже имевшиеся в популяции редкие адаптивные отклонения становятся всеобщими. Невозможно представить себе, писал Гольдшмидт, что из предкового вида птиц, питающегося семенами, путем закрепления мелких отклонений возникнет вид, питающийся нектаром цветов. Слишком много крупных изменений в строении предковой птицы должно возникнуть, прежде чем она сможет перейти к питанию нектаром.

Вот только некоторые необходимые изменения. Необходимо удлинить клюв и изменить форму черепа, уменьшить вес птицы, изменить форму языка (приспособив его к сосанию), изменить строение пищеварительной системы, набор ферментов, переваривающих пищу, и т.д. Главная трудность состоит в том, что любые незначительные отклонения в строении предкового вида способны лишь ухудшить питание семенами, но при этом не позволяют виду питаться нектаром. Естественный отбор не может сохранять бесполезные или вредные отклонения в надежде на то, что когда-нибудь эти отклонения пригодятся. Отбор действует здесь и сейчас. Все должно быть полезно данному виду в данный момент времени.

Новые виды, между тем, возникают. Как это происходит? Согласно Гольдшмидту, родоначальниками новых видов являются мутантные особи, у которых сразу возникло несколько крупных изменений в строении. Гольдшмидт считал, что системные мутации, или макромутации, могут возникать, если меняется не один ген в хромосоме, а вся хромосома как целое.

Если сравнивать таких особей с представителями предкового вида, то это "монстры". Но это могут быть "перспективные монстры", поскольку они, возможно, обладают набором признаков, которые могут служить основой для возникновения нового вида.

Для того, чтобы шла эволюция по Гольдшмидту, необходимо одновременное возникновение в популяции сразу нескольких "перспективных монстров", чтобы они были жизнеспособны и плодовиты и не скрещивались с представителями предкового вида. Дальнейшее совершенствование "перспективных монстров" может осуществляться по Дарвину.

Экспериментальные исследования мутационного процесса в природных популяциях показали, однако, что наследственные отклонения, которые можно было бы считать макромутациями, возникают чрезвычайно редко, и почти всегда резко отклоняющиеся мутантные особи нежизнеспособны. Однако у растений были найдены примеры внезапного видообразования, происходящего почти по Гольдшмидту. Таковы, например, разнообразные полиплоиды, в том числе аллополиплоиды (см. §51). Вероятно, в результате макромутации возникла безволосость у нескольких родов млекопитающих, например, у моржа и представителя грызунов - голого землекопа. Такие резкие морфологические изменения могут определяться мутациями регуляторных генов и дупликациями, в том числе больших участков хромосом. Предполагается, что значительную роль в функциональной перестройке генома и последующем изменении онтогенеза могут играть мобильные элементы (см. §30).

Идею **квантовой эволюции** развивал американский зоолог и палеонтолог Джордж Симпсон, отмечавший исключительную быстроту эволюционных превращений, связанных с переходом популяций из одного состояния в другое, фактически скачкообразным (т.е. квантированным).

Идеи Гольдшмидта и Симпсона получили новое освещение в современной концепции **прерывистой эволюции**, активно развиваемой американскими

палеонтологами Стефаном Гоулдом, Нильсом Эдриджем и Стивеном Стэнли. В ней подчеркивается чередование коротких периодов быстрых изменений и длительных периодов равновесия. Особенно интересны и важны промежутки быстрых изменений. Именно в это время появляются многочисленные виды, значительная часть которых тут же вымирает.

## Вопросы

- Какую роль в создании синтетической теории эволюции играли биологи, занимавшиеся вопросами популяционной генетики?
- Имеется два вида: многочисленные популяции одного распространены по широкому ареалу, другой представлен одной локальной популяцией. Можете ли вы прогнозировать судьбу этих двух видов?
- В чем состоит суть "недарвиновских" представлений об эволюции?
- Какие примеры внезапного видообразования вы можете привести?
- Можно ли объяснить прерывистую эволюцию способом, отличным от предложенного Гольдшмитом?

## §49. Происхождение человека

Происхождение человека всегда было пробным камнем для сторонников и противников эволюционных воззрений. Сейчас очевидно, что в популяциях человека разумного (*Homo sapiens*), как и в популяциях любого другого вида, текли и текут микроэволюционные процессы, а сходство по многим признакам человека с обезьянами, особенно человекообразными, свидетельствует об их филогенетическом родстве. Палеонтологические находки позволяют судить о том, как постепенно менялись человеческие предки прежде, чем возник род *Homo*, а затем и вид *H. sapiens*, т.е. о макроэволюционных перестройках этой группы.

В настоящее время вид человек разумный является видом-космополитом. Несмотря на внешнее разнообразие, проявляющееся, например, в существовании рас, его генетическая целостность удивительна и подтверждена изучением многих признаков.

Первым, кто поставил вопрос о происхождении человека, был К.Линней. Основываясь на морфологическом сходстве высших обезьян и человека, он поместил человека в класс млекопитающих, отряд приматов. В начале 70-х годов XIX века Ч. Дарвин опубликовал две книги: "Происхождение человека и половой отбор" и "О выражении эмоций у человека и животных", в которых была

обоснована и сформулирована теория происхождения вида *Homo sapiens* от общего с обезьянами предка.

С тех пор эта теория многократно подтверждалась новыми фактами. Споры ученых идут только о конкретном таксономическом статусе вида. Принятая большинством ученых схема предполагает, что человек разумный является в настоящее время единственным представителем рода *Homo* и семейства *Hominidae*. Это семейство вместе с сем. понгид, или человекообразных обезьян, (*Pongidae*: шимпанзе, горилла и орангутан) и гиббоновых (*Hilobatidae*) объединяют в надсемейство гоминоидов, или антропоидов (*Hominioidea*) отряда *Primates* (рис. 49 - 1).

Родственные связи человека и высших обезьян обнаруживаются и при сравнении их кариотипов. У шимпанзе, гориллы и орангутана - 48 хромосом в диплоидном наборе, а у человека - 46. Сравнение рисунка дифференциально окрашенных хромосом (§ 14) показывает, что тот хромосомный материал, который у человека находится в одной паре длинных двуплечих хромосом, у обезьян содержится в двух парах одноплечих хромосом средних размеров. Т.е. у предков человека произошло слияние двух пар хромосом.

Результаты исследования аминокислотных и нуклеотидных последовательностей подтверждают близость человека с человекообразными обезьянами, особенно с шимпанзе и гориллой. Так, отличия последовательностей нуклеотидов у них не превышают 1%. Шимпанзе и человек имеют одинаковые антигены групп крови, и кровь соответствующей группы можно переливать от особей одного вида особям другого. Одинаковы у них и многие клеточные рецепторы, поэтому обезьяны часто заражаются человеческими болезнями (и наоборот).

Все эти факты заставляют пересматривать таксономический статус высших приматов. Есть предложение объединить роды *Homo*, *Gorilla* (горилла) и *Pan* (шимпанзе) в сем. *Hominidae*, и только род *Pongo* оставить в сем. *Pongidae*.

Отряд приматов близок к насекомоядным. В настоящее время существуют животные, которых одни систематики относят к приматам, другие - к насекомоядным. Это тупайи - напоминающие белок мелкие млекопитающие (рис. 49 - 2). Похожими на тупайю были первые представители отряда приматов. Их остатки палеонтологи находят в отложениях, датированных началом палеогена.

В настоящее время отряд приматов представлен двумя подотрядами: полуобезьян (к ним относятся лемуры, лори, долгопяты (рис. 49 - 3)) и обезьян, или высших обезьян (рис. 49 - 4). Последних принято делить на широконосых, обитающих в Америке (игрунки, ревуны), и узконосых - населяющих Азию и Африку (макаки, мартышки, павианы и др.). К высшим обезьянам относят и надсемейство антропоидов (рис. 49 - 1).

Приматы необыкновенно разнообразны, существующие виды объединяют в 12 семейств. Они всеядны или предпочитают растительную пищу. Их эволюция связана с жизнью на деревьях. Они подвижны и обладают хорошей координацией. Их конечности приспособлены к хватательным движениям. У приматов лучше, чем у других млекопитающих, развито зрение.

Расцвет отряда, очевидно, происходил в конце палеогена - начале неогена. Приматы были широко распространены как в Евразии, так и в Северной Америке. Затем сократилось разнообразие полуобезьян. По-видимому, их экологические ниши заняли быстро эволюционирующие грызуны и высшие обезьяны. В конце неогена область распространения приматов в связи с похолоданием значительно сокращается.

Промежуточные между человеком и высшими обезьянами формы до нашего времени не сохранились. Только палеонтологические находки позволяют восстановить историю возникновения человека по признакам постепенно меняющихся частей скелета, черепа, зубов (рис. 49 - 5).

Остатки животных, похожих и на человекообразных обезьян, и на человека, т.е. возможных предков семейств Pongidae и Hominidae, найдены в отложениях, возраст которых оценивается примерно 15-20 миллионов лет. Это дриопитеки.

Человекообразные обезьяны специализировались к жизни в лесу, а первые представители сем. Hominidae - австралопитеки (лат. australis - южный, pithecus - обезьяна) - к обитанию на открытых пространствах саванн и степей.

Главной особенностью гоминид является прямохождение и связанные с ним особенности строения.

Становление прямохождения было постепенным. В ходе эволюции гоминид - от первых австралопитеков к человеку разумному - изменилось строение позвонков, таза, бедер, ступней и пальцев ног. Произошло относительное укорочение рук и удлинение пальцев на руках. Челюсти стали более короткими и слабыми, постепенно исчезли надглазничные валики и затылочный гребень.

Остатки австралопитеков относят к нескольким видам: *Australopithecus afarensis*, *A. africanus*, *A. boisei*, *A. robustus*. Среди появившихся позже представителей рода *Homo* также выделяют несколько видов: *H. habilis* (умелый), *H. erectus* (прямоходящий), *H. neanderthalensis* (неандертальский) и *H. sapiens* (некоторые исследователи рассматривают неандертальца как подвид человека разумного). Разделение высших обезьян и линии, ведущей к человеку, произошло примерно 5-8 миллионов лет назад.

Для всех видов рода *Номо* уже характерно использование огня и изготовление орудий. Их находят на стоянках древних людей. Постоянное использование орудий и их изготовление привело к развитию кисти руки, способной к тонким движениям. У человека отличается строение черепа (рис. 49 - 5) и головного мозга, прежде всего тех отделов, которые отвечают за речь и психические функции. В ходе эволюции рода произошло значительное увеличение размеров тела и объема черепной коробки (рис. 49 - 6).

В слоях одного возраста находят остатки разных видов гоминид, это свидетельствует о том, что они сосуществовали во времени и, возможно, конкурировали друг с другом (рис. 49 - 7). Представители рода *Номо* начали осваивать внетропические широты. К концу последнего четвертичного оледенения человек разумный уже заселил все континенты, кроме Антарктиды.

Единственный современный вид рода вид - вид *Номо sapiens* является космополитом и представлен несколькими расами. Каждая раса характеризуется цветом глаз, волос, кожи, особенностями черепа и черт лица, параметрами роста и т.д.

Выделяют 3 (или 5) “больших” рас: европеоидную, монголоидную и негро-австралоидную (или австралоидную, американскую, европеоидную, монголоидную, негроидную). Каждую из них делят еще на “малые” расы, или подрасы.

Можно ли считать расы генетически обособленными популяциями или подвидами, т.е. отличаются ли они друг от друга по достаточному набору признаков? Попытки рассматривать расы как подвиды предпринимались. Высказывались даже предположения, что разные расы *H. sapiens* возникли неодновременно и от различных предковых популяций *H. erectus*.

Оказалось, что если сравнить распределение групп крови, разнообразие ряда белков, в частности, ферментов, то можно обнаружить, что степень сходства между расами зависит от того, по какому признаку идет сравнение. Например, по группам крови (ABO-система) близки жители Европы и Африки, а сравнение иммуноглобулинов демонстрирует сходство европейцев и азиатов, в то время как африканцы значительно от них отличаются.

Можно оценить все генетическое разнообразие вида *H. sapiens* и определить, какая доля этого разнообразия обеспечивается расовыми различиями, какая - различиями между популяциями, входящими в одну расу, а какая - индивидуальными особенностями каждого человека. Оказалось, что генетическое разнообразие однородно по всему миру и на 85% определяется индивидуальными особенностями, на 7-10% - межрасовыми и на 5-8% - межпопуляционными различиями. Другими словами, генетическое сходство между коренным жителем Африки и жителем Скандинавии может быть гораздо больше, чем сходство двух представителей негроидной расы.

Специальный анализ этих данных, а также результаты сравнения ДНК митохондрий, свидетельствуют о том, что разделение человеческой популяции на расы произошло гораздо позднее, чем обособился вид *H. sapiens*. Внешние же признаки, по которым выделяют расы, сформировались после того, как произошла миграция первых представителей вида в различные районы Земли, и очевидно, отражают приспособление к особенностям климата.

Так, считается, что развитые носовые пазухи - это приспособление к холодному климату, так как они обеспечивают лучшее прогревание вдыхаемого воздуха. А поскольку развитие костей носа влияет на развитие челюстей, то у особей, населяющих холодные районы, челюсти меньше выступают вперед.

Жизнь человека протекает в окружении других людей. Его мышление, речь, поведение формируются в процессе обучения. Это обучение происходит в социальной среде. Если ребенка изолировать от человеческого общества, то он не сможет развиваться в человека в полном смысле этого слова. Другими словами, человек является не только **биологическим существом**, но и **социальным**. Социальность наблюдается и у животных. Однако соотношение между инстинктами и навыками, полученными в ходе обучения, у человека сильно отличается от того, что наблюдается у представителей других видов.

Численность человека разумного в конце второго тысячелетия нашей эры превысила 6 миллиардов. С развитием медицины и социальным прогрессом резко уменьшилась смертность людей в детском и юношеском возрасте. Однако это не означает, что человек, как биологический вид не подвержен отбору. Отбор не затрагивает морфологические признаки (современный человек практически не отличается от своих предков, живших 100 тысяч лет назад). Но происходит отбор, например, по устойчивости к различным болезнетворным микроорганизмам. Хорошо известны многочисленные случаи заболевания пришлого населения болезнями, которыми не болеют аборигены. И, наоборот, примеры, когда местное население тяжело переносит заболевание, возбудители которого привнесены приезжими. Так, смертность от туберкулеза была необыкновенно высока у американских индейцев, у бушменов Южной Африки, у полинезийцев - всех тех народов, которые до появления европейцев не имели контакта с возбудителем этого заболевания.

По-видимому, идет отбор и на **презиготическом уровне**, т.е. избирательная гибель гамет на стадии формирования и до образования зиготы. Гибнут и зародыши на ранних стадиях развития. Причиной может быть несовместимость признаков родителей. В некоторых случаях установлена связь между гибелью эмбрионов и различными внешними факторами, такими как некоторые лекарственные препараты, химические вещества, используемые в сельском хозяйстве, и др.

## Вопросы

- Какие животные принадлежат к отряду насекомоядных?
- Как можно трактовать наличие значительных морфологических различий человека и высших обезьян при сильном сходстве их молекулярных признаков?
- Какой признак (или какие признаки) позволяют человеку приспособиться к условиям жизни в любой части нашей планеты?
- Основываясь на данных, представленных на рис. 49 - 6, предложите возможные филогенетические связи гоминид.
- Как вы думаете, какая форма отбора имеет место при выработке устойчивости к лекарствам и другим химическим веществам?
- Известно, что некоторые супружеские пары не хотят иметь больше, чем одного ребенка. По какому признаку идет отбор у потомков таких родителей?
- Каковы анатомические и физиологические последствия прямохождения (вспомните курсы зоологии и анатомии и физиологии человека)?

## РАЗДЕЛ 3. СОВРЕМЕННАЯ БИОЛОГИЯ НА СЛУЖБЕ ЧЕЛОВЕКА

Достижения биологии, как и любой другой науки, рано или поздно находят применение в практической деятельности человека. Так, сведения по анатомии и физиологии человека начали использовать при лечении больных еще в древности. Знания, полученные в области иммунологии и микробиологии, начиная с их появления в XIX веке, также активно применяют в медицине. Рождение генетики и синтез ее с теорией эволюции открыли широкие возможности для получения новых форм живых организмов с полезными для человека признаками.

Бурное развитие молекулярной биологии во второй половине XX века позволило осуществлять прямое вмешательство в наследственный аппарат клетки, целенаправленно создавая новые сочетания генов и исправляя имеющиеся повреждения. Это направление получило название **генной инженерии**. Разработанные в лабораториях ученых генно-инженерные методы уже используются на благо человека.

Наконец, на пороге третьего тысячелетия человек, осознавая свою ответственность за будущее планеты, начал применять достижения биологии, в первую очередь экологии, для управления популяциями и экосистемами, в том числе биосферой, в целях устойчивого развития.

### Глава VIII. Биология и производство новых форм живых организмов

Мы не всегда обращаем внимание на тот факт, что основные продукты питания, а также многие лекарства (например, антибиотики) производятся определенными, специально для этого созданными человеком сортами растений, породами животных и штаммами (нем. Stamm - племя) микроорганизмов. Если мы сравним культивируемые растения, животных, микроорганизмы с их дикими сородичами в природе, то увидим, что у первых продуктивность по полезным признакам в сотни, а то и тысячи раз выше.

#### §50. Искусственный отбор - основа селекции

Селекция, с одной стороны, это наука о теории и методах создания сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов, с другой стороны, селекция - процесс создания сортов, пород, штаммов, занимающий значительное время и ресурсы. Следовательно, селекция есть важнейший род практической деятельности человека, итогом которой и являются все разнообразие современных культивируемых живых организмов.

Что такое **сорт, порода, штамм**? Это совокупность организмов, созданных человеком в процессе селекции и имеющих сходные наследственные свойства и одинаковую реакцию на условия среды. Признаки сорта (породы, штамма) являются генетически устойчивыми.

Для того, чтобы создать породу животных или сорт растений, нужно провести искусственный отбор (§ 45), т.е. выделить особи, у которых гены полезных для человека признаков находятся в нужном сочетании и в гомозиготном состоянии.

Переход человека к оседлому образу жизни означал переход от собирания растений и охоты на диких животных к культивированию наиболее важных и полезных видов. Это поставило человека в полную зависимость от выбранного им очень ограниченного набора видов растений и животных (всего около 20 видов животных и порядка 150 видов растений). Возникла необходимость компенсировать ограниченность одомашненных видов резким и многократным повышением их продуктивности, чтобы обеспечить продовольственный потенциал человека. Если сравнить сегодня, например, сорта пшеницы и картофеля, породы молочного скота с их дикими сородичами, то можно убедиться, что человек в процессе одомашнивания, а значит и селекции, изменил их до неузнаваемости (рис. 50 - 1). У животных, в частности, изменился такой важный признак, как поведение. Вместо агрессивного оно стало спокойным, обеспечивающим контакт с человеком.

Деятельность человека по постоянному улучшению растений, животных, а позже и микроорганизмов длится порядка 10 тысяч лет.

Первым, кто наиболее полно и осознанно обобщил огромный материал по одомашниванию растений и животных, был Ч. Дарвин. Он сделал это в своей книге "Изменение животных и растений в домашнем состоянии". Именно материалы по одомашниванию человеком животных и растений убедили Ч. Дарвина в огромной роли отбора в эволюции и в ее сходстве с селекционным процессом. По словам Н.И. Вавилова, селекция - это "эволюция, направляемая волей человека".

Ч. Дарвин отметил и различия между естественным и искусственным отбором. В результате естественного отбора формируются комплексы признаков, повышающих приспособленность организмов. Искусственный же отбор ведется на улучшение значения отдельных признаков, интересующих человека. Организмы с такими хозяйственно важными признаками обычно обладают пониженной жизнеспособностью и нуждаются в специальных условиях выращивания или содержания.

Целью искусственного отбора является не только получение организмов с важными для человека признаками, но и их закрепление. Для того, чтобы признаки сорта или породы воспроизводились в последующих поколениях при половом размножении, гены, отвечающие за их развитие, должны находиться в гомозиготном

состоянии. Поэтому в процессе создания сорта растений или породы животных отбор сопровождается близкородственными скрещиваниями (рис. 50 - 2).

Теория искусственного отбора (1) является важным разделом селекции как науки, наряду с учением об исходном материале (2), учением о типах и источниках наследственной изменчивости (3) и учением о роли среды в развитии признаков и свойств (4).

Ниже мы дадим краткую характеристику разделов селекции как науки и познакомимся с самим процессом на конкретных примерах.

Однако прежде мы познакомимся с самим селекционером, который осуществляет процесс создания сортов, пород и штаммов. Селекционер, с одной стороны, - это ученый, владеющий современной генетикой, физиологией и основами других наук, необходимых для создания новых форм. С другой, - это технолог с особым даром предвидения и интуиции, способный составить образ будущего сорта растений или породы животных и реализовать исходный план. Это редкое сочетание качеств, поэтому настоящих и удачливых селекционеров единицы.

Выделяют два основных типа искусственного отбора - **массовый** и **индивидуальный**. Массовый отбор является более примитивным. Бессознательный отбор организмов с нужными для человека признаками, который в течение тысячелетий вели наши предки при одомашнивании животных и растений, можно отнести к этому типу отбора.

Как осуществляется массовый отбор, рассмотрим на примере растений. Допустим, перед нами делянка, на которой произрастает 1000 растений пшеницы (или ячменя, ржи, кукурузы или картофеля). Мы отбираем 50-100 лучших экземпляров из 1000 по высшим показателям признаков и смесь их семян высеваем. Если продуктивность растений, выращенных из отобранных семян, оказалась выше, то считаем, что отбор был эффективным, и ведем его дальше. Фактически массовый отбор сводится к выбраковке растений с низкой продуктивностью.

У массового отбора есть крупный недостаток - отбирая лучшие экземпляры по внешним признакам, мы не всегда отбираем лучшие генотипы. Лучшие экземпляры могут быть результатом воздействия более благоприятных условий возделывания растений или содержания животных, а не результатом реализации генотипа. Поэтому был разработан метод индивидуального отбора, который позволяет оценивать роль генотипа в развитии признаков и свойств. При этом типе отбора оценка отбираемых особей производится по показателям у их потомства. Так же как в случае массового отбора мы выделяем из популяции 50-100 лучших растений, но на следующий год высеваем семена отдельно от каждого из 50-100 растений. Затем

оцениваем потомство отобранного из популяции растения. Если значение интересующего нас признака у потомков оказывается высоким, то мы делаем вывод о том, что данный признак определяется генотипом, и продолжаем индивидуальный отбор в следующих поколениях. Процедура индивидуального отбора является более эффективной, чем массовый отбор, особенно для количественных признаков.

Общие принципы и схемы селекции животных весьма сходны с таковыми у растений. В частности, одинаковые требования предъявляются к подбору исходного материала. Однако специфика животных (раздельнополость, длительный период смены поколений, малая численность потомства и др.) требуют иных селекционных подходов. Рассмотрим это на примере наиболее используемого **метода крупномасштабной селекции** для крупного рогатого скота. Главным звеном этого метода является отбор выдающихся быков-производителей по качеству их потомства, создание и хранение запасов замороженной спермы отобранных быков. На втором этапе отбираются лучшие по качеству потомки от этих быков (коровы и быки) и на их основе формируется новое высокопродуктивное стадо путем индивидуального отбора. В дальнейшем на базе этих племенных животных уже путем массового отбора поддерживается высокий уровень продуктивности созданного стада.

Важным звеном этого метода является создание информационного центра, где хранятся данные о продуктивности каждого животного и особенно родословные быков-производителей.

## Вопросы

- Приведите примеры хозяйственно важных признаков и признаков, характеризующих пониженную жизнеспособность у домашних животных и культурных растений.
- В чем заключается отличие механизмов действия естественного и искусственного отбора?
- В чем проявляется пониженная жизнеспособность культурных растений?
- На основе каких признаков можно быстрее создать сорт или породу: качественных или количественных?
- Какие признаки, с узкой или широкой нормой реакции, успешнее оцениваются при массовом отборе?

## §51. Источники генетического разнообразия для последующей селекции

Отбор эффективен в том случае, если исходные популяции, из которых мы отбираем лучшие растения или животных, являются генетически неоднородными (см. §45). В качестве исходного материала для селекции можно использовать генетически разнообразные организмы из природных популяций. Можно создавать генетическое разнообразие

экспериментально, например, получая гибридные организмы, сочетающие в себе признаки разных родителей, или вызывая мутации воздействием радиации и химических веществ.

На этапе подбора исходного материала мы закладываем возможности для отбора. Если есть из чего выбирать - это уже залог успеха.

Раздел селекции об исходном материале разработан выдающимся русским ученым, генетиком и ботаником, Николаем Ивановичем Вавиловым. Два крупнейших открытия легли в его основу - учение о центрах происхождения культурных растений и закон о гомологических рядах в наследственной изменчивости.

Н.И. Вавилов и его сотрудники были настоящими охотниками за растениями. В 20-30-х годах XX века они осуществили более 60 экспедиций на всех континентах, кроме Австралии. Цель этих экспедиций - обнаружить места на земном шаре, где сосредоточено наибольшее генетическое разнообразие основных культивируемых видов растений и их диких сородичей, собрать коллекции этих растений с целью их использования в качестве исходного материала для селекции.

В результате этих экспедиций были обнаружены восемь центров, где сосредоточено наибольшее генетическое разнообразие тех или иных видов культивируемых растений (рис. 51 - 1). У картофеля максимум генетического разнообразия связан с Южной Америкой, у кукурузы - с Мексикой, у риса - с Китаем и Японией, у хлебных злаков - пшеницы, ржи - со Средней Азией и Закавказьем, у ячменя - с Африкой и т.д. Н.И.Вавилов выделил эти места как центры происхождения того или другого вида ныне культивируемых растений. Кроме этого, экспедиции дали возможность собрать коллекцию растений (более 300 тысяч образцов), которая сосредоточена во Всероссийском институте растениеводства в Петербурге, ныне носящем имя Н.И. Вавилова. Коллекция постоянно пополняется и воспроизводится и представляет собой крупнейшее национальное достояние. Ею пользуются все генетики и селекционеры страны, планирующие программы создания новых сортов растений.

Н.И. Вавилов считал, что центры происхождения культурных растений одновременно являются и центрами введения их в культуру.

То же самое можно сказать о совпадении центров происхождения и одомашнивания у животных. Предполагают, что в индонезийско-индокитайском центре были одомашнены собака, свинья, куры, утки, гуси. В Передней Азии, как полагают, были одомашнены овцы, в Малой Азии - козы. Исчезнувшие предки домашней лошади - тарпаны - были одомашнены в степях Причерноморья.

Вторым крупным открытием Н.И. Вавилова является сформулированный им закон о гомологических рядах в

наследственной изменчивости у близких по происхождению видов (рис. 51 - 2). Если мы хорошо знаем спектр изменчивости одного вида, то с полным правом можем предполагать сходные наследственные изменения и у близкого ему по систематике другого вида. Например, у кукурузы известны аллели, определяющие повышенное содержание белка и незаменимых аминокислот. В соответствии с законом, подобные аллели должны быть и у других злаковых растений. Сегодня они действительно найдены у ячменя, пшеницы.

Таким образом, закон о гомологических рядах наследственной изменчивости имеет огромное значение для селекции, так как позволяет предсказывать наличие недостающих звеньев генетической изменчивости у близких в систематическом отношении видов. На основе такого предсказания осуществляется поиск нужных генов.

Не всегда в исходном материале имеются необходимые для человека признаки. В этом случае на помощь приходят методы искусственного получения генетического разнообразия. Это методы экспериментального мутагенеза и методы комбинационной селекции.

Методы экспериментального получения мутаций начали успешно разрабатываться с начала XX века. Сегодня с этой целью используются два основных фактора воздействия на генетический материал: **ионизирующее излучение** и **химические мутагены** - вещества, способные изменять структуру ДНК. В разработке этих методов лидирующее положение занимали российские ученые: радиационного мутагенеза - Григорий Семенович Филиппов, Георгий Адамович Надсон (20-е годы), химического - Иосиф Абрамович Рапопорт, Владимир Владимирович Сахаров, Михаил Ефимович Лобашев, Сергей Михайлович Гершензон (40-е годы).

Приведем несколько примеров использования экспериментально полученных мутаций в селекции. Получение мутаций у плесневых грибов (в нашей стране это сделал известный генетик Сос Исаакович Алиханян) позволило выделить среди них продуценты антибиотиков почти в тысячу раз более эффективные, чем исходные формы. По этой технологии у многих микроорганизмов были получены **суперпродуценты** - формы, которые производят в сотни раз больше белков (в том числе ферментов) и других веществ, чем исходные штаммы.

Особо выдающиеся достижения по использованию мутаций были получены в селекции растений. Сегодня в мире получено и зарегистрировано как коммерческие более 1000 сортов злаковых, кормовых, декоративных и лекарственных растений, созданных на

основе полученных воздействием радиации или химических веществ мутаций.

Например, в конце 60-х годов в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН после воздействия радиацией был получен мутант яровой пшеницы, ставший затем знаменитым сортом Новосибирская-67 (рис. 51 - 3), занимавшим посевные площади до 3 миллионов гектаров в год. Сорт отличался высокой продуктивностью и качеством хлеба, а главное, короткой и прочной соломиной, что предохраняет от полегания растения в период уборки. В его создании принимали участие сотрудники Сибирского отделения Российской академии сельскохозяйственных наук.

Подобные примеры успешного использования экспериментально полученных мутаций в селекции растений можно привести фактически по всем возделываемым видам.

Получены полезные мутации у рыб и тутового шелкопряда. У сельскохозяйственных животных в силу специфики их физиологии и размножения экспериментальный мутагенез для целей селекции пока мало эффективен.

Пополнение генетического разнообразия за счет гибридизации разных форм растений или животных осуществляется методами **комбинационной селекции** (§29). Эти методы занимают ведущее место в современной селекции, их много, но для всех характерен один важнейший элемент - индивидуальный отбор особей с обязательной оценкой по потомству.

В гибридных организмах сочетаются признаки родителей, но уровень гетерозиготности очень высок. Гомозиготные формы получают в результате отбора среди потомков близкородственных скрещиваний (рис. 50 - 2).

Приведем общую схему одного из наиболее используемых методов комбинационной селекции - метода **линейной селекции** (рис. 51 - 4). Он применяется в основном для растений самоопылителей - пшеницы, ячменя, овса, риса и других культур.

Вначале мы скрещиваем два сорта (или линии) и полученные гибридные семена высеваем на следующий год. Среди растений второго поколения выбираем лучшие, и их семена опять высеваем. Эту процедуру повторяем несколько лет подряд.

К восьмому поколению в результате индивидуального отбора мы имеем гомозиготные рекомбинантные формы, сочетающие генотипы родителей. Нам остается только размножить лучшие из них и испытать. Процесс размножения и Государственного испытания длителен и занимает не менее 5 лет. Если в результате этого наши перспективные формы по признакам урожайности, качества, устойчивости к болезням и другим окажутся лучше, чем культивируемые сорта, то выделенные нами формы становятся по решению Государственной комиссии по сортоиспытанию новыми сортами, получают

название и защищаются патентом. Селекционеры, создавшие новые сорта, получают авторские свидетельства.

У растений и некоторых животных возможна **отдаленная гибридизация**, т.е. получение гибридов между представителями разных видов. Такие гибриды являются стерильными, т.к. у них во время мейоза хромосомы не находят своего гомолога и не могут образовать биваленты. В результате нарушается процесс точного разделения хромосом на два гаплоидных набора, и образующиеся гаметы оказываются неполноценными.

Стерильными гибридами являются, например, мулы - гибриды между ослом и лошастью. Однако у многих растений стерильность можно преодолеть, если вызвать удвоение числа хромосом, **полиплоидизацию** (§19).

Такая возможность преодоления стерильности была впервые продемонстрирована в работах известного генетика Георгия Дмитриевича Карпеченко. Он получил межродовой гибрид, скрестив капусту (*Brassica*) с редькой (*Raphanus*) (рис. 51 - 5). Гибрид оказался стерильным. После того, как у него было удвоено число хромосом, т.е. восстановлена парность гомологов для нормальной конъюгации в мейозе, появилась нормальная семенная фертильность. Этой работой Г.Д. Карпеченко впервые экспериментально воспроизвел очень важное звено эволюционного процесса - становление новых видов растений через отдаленную гибридизацию и полиплоидию. Естественно, что этой работой были открыты и новые возможности для селекции - получение новых форм растений.

Уже сегодня получены перспективные для селекции пшенично-ржаные, пшенично-пырейные, пшенично-ячменные и многие другие **аллополиплоиды** - формы, сочетающие в себе гены, а значит и признаки, разных видов и родов растений. Лучшие формы пшенично-ржаных гибридов, или тритикале (от родовых названий *Triticum* и *Secale*), широко используются в производстве, как кормовые растения.

**Автополиплоидия**, т.е. просто кратное умножение хромосом одного вида, тоже нашла широкое и эффективное применение в селекции растений. Например, тетраплоидные формы ржи характеризуются более крупными семенами (рис. 51 - 6), более прочным стеблем и широко используются в производстве. Многие плодовые и декоративные растения при переводе на полиплоидный уровень обнаруживают новые признаки: увеличенные плоды, соцветия, листья и другие органы.

Полиплоидия в основном присуща растениям и охватывает треть покрытосеменных, а у злаковых трав почти 70% видов являются полиплоидами. Например у пшеницы примитивные виды имеют 14 хромосом (диплоиды), твердые пшеницы - 28 хромосом (тетраплоиды), а мягкие - 42 хромосомы

(гексаплоиды). Такой ряд видов с умножающимся в результате полиплоидии числом хромосом называется **полиплоидным рядом**. Гаплоидное число хромосом, лежащее в основе этого ряда, так и называется основным. У пшеницы **основное число** равно 7.

## Вопросы

- Сколько гомозиготных форм можно получить из гетерозиготы по двум генам? По трем генам? По  $n$  генам?
- Имеется гетерозиготное растение с генотипом  $AaBb$ . Приведите схему эксперимента по получению всех типов гомозигот. Как вы докажете, что полученные формы с доминантным признаком являются гомозиготами?
- Гетерозиготное самоопыляющееся растение с генотипом  $Aa$  является родоначальником популяции. Какое соотношение генотипов в этой популяции будет в первом поколении (втором, третьем, четвертом,  $n$ -ом), если признак самоопыления сохранится у всех потомков?
- Сколько хромосом у плодовой формы тритикале, если этот межродовой гибрид получен при скрещивании твердой пшеницы с рожью?
- Как вы думаете, почему при линейной селекции отбор начинают только на третий год? Зачем, по вашему мнению, высевают все семена от выбранного растения на 4-й год (и последующий годы), а не ограничиваются одним зерном с колоса?

## § 52. Гетерозис

При скрещивании неродственных сортов (пород, линий) иногда получают гибриды с признаками, превосходящими те, которые наблюдались у их родителей. Это явление получило название **гибридной мощности**, или **гетерозиса** (греч. heteroiosis - превращение, изменение). В сельском хозяйстве для получения высоких урожаев и большей продуктивности часто используют специально созданные гибриды с эффектом гетерозиса вместо сортов и пород.

Причина появления гетерозисного эффекта у гибридов первого поколения, по-видимому, связана с гетерозиготностью. Не случайно при инбридинге (§29) мы наблюдаем противоположный эффект - уменьшения продуктивности (рис. 52 - 1), ослабления организмов в результате появления неблагоприятных рецессивных признаков. На этот же механизм гетерозиса указывает высокий уровень гетерозиготности, поддерживаемый в природных популяциях, где идет отбор на лучшую приспособленность организмов (§ 31).

Для объяснения гетерозиса, т.е. мощности гибридов первого поколения, генетики предложим несколько гипотез. Наиболее общепризнанными являются две:

- 1) гипотеза доминирования;
- 2) гипотеза сверхдоминирования.

В первом случае гибридная мощность объясняется благоприятным действием многих доминантных генов в гомозиготном или гетерозиготном состоянии, которые аккумулируются у гибридов в результате скрещивания:

**Родители** **A A вв С С dd x aa ВВ сс DD**  
(по 2 доминантных гена)

↓

**Гибрид** **Aa Bb Cc Dd**  
(в гетерозиготном состоянии  
несет 4 доминантных гена)

Гипотеза сверхдоминирования объясняет гибридную мощность преимуществом гетерозигот перед гомозиготами по одному или многим генам:

$$Aa > AA + aa$$

Хотя генетические механизмы возникновения гибридной мощности до сих пор до конца не ясны, однако селекционное, т.е. практическое, использование этого явления началось уже в 30-40-е годы XX столетия, прежде всего у растений, где на смену сортам пришли более продуктивные гибриды.

Победное шествие гетерозиса началось с кукурузы, и сегодня все площади под этой культурой заняты не сортами, а гибридами. Поэтому ниже мы и приведем принципиальную схему селекции на гетерозис именно на кукурузе.

Большинство схем селекции на гетерозис у растений базируются на гомозиготных линиях (§29). На первом этапе растения из разных сортов и популяций самоопыляются в течение нескольких поколений, и в результате мы получаем тысячи гомозиготных линий.

На втором этапе эти линии оцениваются на их способность при скрещивании между собой давать эффект гетерозиса. Самые продуктивные гибриды используются в практике.

Для оценки линий вводится понятие **общей и специфической комбинационной способности**, которая отражает их способность давать при скрещивании эффект гетерозиса.

Общая комбинационная способность линии А отражает усредненный уровень гетерозиса, который эта линия дает при скрещивании со многими другими линиями.

Специфическая комбинационная способность линии А отражает уровень гетерозиса, который дает линия при скрещивании с конкретной линией, например В, иначе говоря, в конкретной гибридной комбинации (АхВ).

Наличие линий с высокой общей и специфической комбинационной способностью, которые представляют исходный материал для создания гетерозисных гибридов, позволяет начинать селекционный процесс.

Его общая схема выглядит следующим образом:

1 этап - отбор линий с высокой общей комбинационной способностью. Допустим, отобрали всего 10 линий.

2 этап - получение гибридов между всеми линиями. В нашем случае 90 комбинаций гибридов.

3 этап - отбор среди гибридов лучшего или немногих лучших, по своим показателям достоверно превосходящих все остальные гибриды.

4 этап - испытание отобранных лучших гибридов по той же схеме, что мы описывали для сортов. После трех лет Государственных испытаний с лучшими гибридами - стандартами, уже находящимися в производстве, решается судьба и отобранных нами гибридов. Если они достоверно превышают стандарты по продуктивности и другим признакам, дается разрешение на их использование в производстве.

Наиболее выраженный гетерозисный эффект дают только гибриды первого поколения - формы, полученные от скрещивания линейных растений. В следующих поколениях гибридов эффект гетерозиса ослабевает и исчезает. В реальных схемах семеноводства для удешевления процесса получения гибридных семян иногда в качестве одной или даже обеих родительских форм используют гибриды первого поколения (рис. 52 - 2).

Еще раз напомним, что в селекции на гетерозис конечным продуктом является не сорт - стабильная нерасщепляющаяся форма, а гибрид первого поколения, который либо нужно размножать вегетативным путем, либо ежегодно воспроизводить, скрещивая исходные линии. Процесс ежегодного получения гибридов очень трудоемок и дорогостоящ. Однако, несмотря на это - многие гибридные растения и животные вытесняют сорта и породы. В чем дело? В их более высокой по сравнению с сортами и породами продуктивности, что с лихвой окупает затраты на их производство.

Во всей процедуре селекции и воспроизводства гетерозисных гибридов есть одно очень важное звено. Это - получение гибридных семян. Допустим, что нам нужны семена гибрида кукурузы (АхВ). Как сделать, чтобы початки линии А опылялись только пылью линии В, и ни в коем случае не своей собственной пылью?

Этот вопрос удалось решить нашему выдающемуся селекционеру Михаилу Ивановичу Хаджинову. В 30-х годах XX века он нашел в посевах растения кукурузы, у которых метелки были стерильны, т.е. не продуцировали пыльцу. Впоследствии оказалось, что признак мужской стерильности, определяется нарушением взаимодействия ядерных генов с генами, расположенными в ДНК митохондрий (§13).

Растения с признаком **мужской стерильности** в настоящее время используются для производства гибридных семян в промышленных масштабах. В нашем случае признак мужской стерильности должен быть у материнской линии А, а отцовская линия В должна иметь нормальные метелки. Обычно на каждые 3-4 рядка материнской линии высевается один ряд отцовской формы. Этого достаточно для полноценного опыления растений материнской линии.

Использование гетерозиса в сельском хозяйстве дает большой экономический эффект. Он используется при выращивании кукурузы, сахарной свеклы, сорго, риса и других растений. Успешно применяется в животноводстве (птицеводстве, свиноводстве, мясном скотоводстве, при разведении тутового шелкопряда).

## Вопросы

- Можно ли сохранить в ряду поколений высокую урожайность, если она явилась результатом гетерозиса?
- Известны генотипы нескольких линий: AABVccdde, aaBVccDDee, AAbbCCddEE, aabbCCDDEE, aaBVccddEE, AAbbccDDee. При скрещивании каких линий вы ожидаете получить гибридную мощьность?
- Как вы думаете, возможен ли гетерозисный эффект у межвидовых гибридов?

## 53. Новейшие методы селекции

Человек с незапамятных времен использует биологические процессы при изготовлении хлеба и вина, кисломолочных продуктов и пива, а с середины XX века - для получения антибиотиков, ферментов и других веществ. Сейчас мы умеем выращивать на питательных средах клетки, взятые из организмов растений и животных (§ 23). Их также можно использовать как фабрики для производства необходимых человеку продуктов.

Из растительных клеток, выращиваемых в искусственных условиях, можно вырастить целые растения. Эта технология позволяет ускорить процесс создания новых форм растений.

Кроме того, в последние десятилетия появились методы, которые позволяют создавать новые формы клеток или организмов не путем отбора случайно возникших мутаций или комбинаций генов, а целенаправленно внедряя в клетки генетический материал, обеспечивающий развитие нужных для человека признаков, в том числе необычных для данной клетки или целой особи. Эти методы получили название **генной инженерии**.

Научившись культивировать клетки животных и растений в искусственных условиях, человек очень быстро стал манипулировать ими, создавая клетки с определенными свойствами. Это направление получило название **клеточной инженерии**. Например, можно соединять клетки разного происхождения, получая **клеточные гибриды**, в которых объединены свойства двух типов клеток. Так, созданы гибриды опухолевых клеток и клеток, продуцирующих антитела. Эти гибридные клетки (**гибридомы**, от hybrida и греч. oма -

опухоль) соединили в себе способность к неограниченному размножению со свойством синтезировать и выделять антитела.

Антитела можно выделять и из крови животных, предварительно иммунизированных каким-либо антигеном. Полученные именно таким путем антитела с давних пор используют для создания пассивного иммунитета (§24).

Как правило, используемая сыворотка крови содержит смесь антител, специфичных к одному антигену, но взаимодействующую с различными его участками (рис. 53 - 1). Каждый сорт антител вырабатывается своим клоном лимфоцитов к участку белка размером в несколько аминокислотных остатков. Белок-антиген из нескольких сотен мономеров может иметь на своей поверхности около десятка участков, узнаваемых различными антителами. Эти антитела называют поликлональными.

С помощью гибридом можно получать антитела одного сорта, так называемые моноклональные (рис. 53 - 2). **Моноклональные антитела** используют для диагностики и обнаружения небольшого количества клеток. Они находят применение не только в научно-исследовательских лабораториях, но и в практической медицине. Например, их можно использовать как переносчиков токсических веществ, избирательно убивающих раковые клетки. Для этого нужно получить антитела к клеткам опухоли. Выбрать среди них те, которые реагируют только с опухолевыми клетками, но не взаимодействуют с нормальными. И затем присоединить к ним токсины. Такое “лекарство” будет доставлено точно по адресу: к клеткам опухоли.

Растительные клетки, выращиваемые на питательных средах, обладают важным свойством: они сохраняют тотипотентность (§23) и из них можно выращивать полноценные целые организмы (рис. 53 - 3).

Это явление широко используют для получения незараженного вирусами и микроорганизмами посадочного материала. Клеточные культуры получают из здоровых клеток меристемы растений. Затем их размножают в стерильных условиях и регенерируют из них растения.

Клеточные технологии позволяют значительно ускорить селекционный процесс. Например, нам нужно получить солеустойчивые растения. Для этого на питательной среде с повышенной концентрацией солей мы высеиваем десятки тысяч клеток. Большинство из них эту концентрацию солей не выдерживает и гибнет, но отдельные клетки оказываются солеустойчивыми, из них мы регенерируем растения, которые тоже будут солеустойчивы. По этой схеме и ведутся в настоящее время многие селекционные процедуры по отбору устойчивых к разным факторам клеток, а затем регенерация из них растений.

Культивировать на питательных средах можно не только не соматические, но и генеративные клетки (например, из пыльцевых зерен растений). Из них также можно регенерировать растения. Такие растения будут гаплоидными. Однако если вызвать удвоение числа хромосом в культивируемых генеративных клетках, то выращенные

из них растения будут диплоидными, причем полностью гомозиготными. Вспомните, что для получения высокого уровня гомозиготности необходимо не меньше восьми поколений самоопыления или близкородственных скрещиваний (рис. 50 - 2). В случае с культурами генеративных клеток эту проблему мы решаем за два поколения, т.е. в 4 раза быстрее.

Использование технологии клеточных культур способствовало развитию генно-инженерных методов применительно к животным и особенно растениям, т. к. значительно облегчила процедуру создания организмов, содержащих гены, заимствованные у неродственных видов (подробнее в §54). Такие организмы называют **трансгенными**, а процесс переноса генов от одного организма к другому - **трансгенезом**.

Трансгенез начинается с создания ДНК, содержащей структурный ген, кодирующий необходимый белок (§54). Затем эту ДНК внедряют в клетки, растущие на питательной среде. В тех случаях, когда ДНК оказывается в ядре (а она попадает не во все клетки и не во всех клетках достигает ядра), она встраивается в хромосомы. Не всегда такая встройка бывает успешной: внедренный ген может оказаться неактивным, либо его встраивание нарушает нормальную работу лежащих рядом районов хромосом. Поэтому перенос и встраивание чужеродных генов осуществляют на клеточных культурах, где вначале с помощью специальных методов выбирают те клетки, у которых встроенный ген, с одной стороны, транскрибируется, а с другой, - не нарушает нормальную активность клеточного ядра. Только эти клетки используют для создания целого организма.

Процедура получения трансгенных растений или животных является весьма сложной, но она все шире начинает внедряться в селекционный процесс под названием **биотехнологии**. В настоящее время во многих странах созданы мощные биотехнологические фирмы для получения трансгенных растений и животных

Уже созданы трансгенные растения, устойчивые к различным факторам. Например, получены растения, в которые введен ген белка-токсина (греч. toxikon - яд), уничтожающего насекомых-вредителей. Этот ген взят из ДНК бактерии. Его внедрение в растительные клетки позволяет трансгенному растению вырабатывать токсин и самому защищать себя от насекомых-вредителей (рис. 53 - 4).

Путем трансгенеза в культурные растения вводят гены белков, снижающих чувствительность к **гербицидам** (лат. herba - трава и caedo - убиваю). Такие растения оказываются устойчивыми к

действию гербицида и не страдают при обработках, в то время как рядом растущие сорняки погибают.

Использование трансгенеза у млекопитающих идет более медленными темпами, потому что организм млекопитающих развивается только в материнском организме и только из оплодотворенных яйцеклеток. Тем не менее, уже созданы трансгенные животные, которые вместе с молоком производят белки, необходимые человеку в качестве лекарств. Для этого выделяют оплодотворенные яйцеклетки (или неоплодотворенные, тогда производят их оплодотворение в пробирке), внедряют в них ДНК, затем опять вводят в половые пути самок животных.

## Вопросы

- Какие клетки растения нужно взять, чтобы получить культуру клеток?
- Из каких клеток животных легче получить клеточные культуры?
- Придумайте, какие свойства желателно бы получить у культурных растений с помощью трансгенеза?
- Почему трансгенез у млекопитающих осуществляется с гораздо меньшим успехом по сравнению с растениями?

## § 54. Методы генной инженерии

Методы генной инженерии позволяют конструировать молекулы ДНК с заданными свойствами. Такие ДНК, наряду с последовательностью, кодирующей белок, содержат регуляторные участки, которые позволяют осуществлять размножение этих молекул, синтез РНК и белка. Кодирующую белок последовательность и регуляторные участки берут обычно у различных организмов. Созданная таким образом ДНК является гибридной, или рекомбинантной. Внедренные в клетки про- или эукариот **рекомбинантные ДНК** размножаются и обеспечивают синтез закодированных в них белков.

Идея переноса генетической информации от одного организма к другому была подсказана бактериофагами, которые, покидая клетку бактерии, иногда способны захватить и перенести в другую клетку часть ее ДНК.

Создание рекомбинантных ДНК стало возможным с открытием ферментов, которые позволяют работать с ДНК как с конструктором: разрезать их в нужных местах и сшивать в нужном порядке.

Наиболее часто для разрезания ДНК используют бактериальные ферменты, которые узнают определенную последовательность нуклеотидов и в этом месте разрезают обе цепи ДНК (рис. 54 - 1).

Бактерии вырабатывают эти ферменты для разрушения инородной, прежде всего фаговой ДНК, что необходимо для ограничения вирусной инфекции. Эти ферменты называют **рестриктазами** (англ. restrict - ограничивать). Каждый вид и штамм бактерий имеет свою собственную рестриктазу, узнающую уникальную последовательность нуклеотидов (рис. 54 - 1). Найдено уже несколько сотен различных рестриктаз.

Кроме рестриктазы в бактериальной клетке имеется фермент **метилаза**, который узнает ту же, что и рестриктаза, последовательность и присоединяет метильную группу к азотистому основанию бактериальной ДНК (рис. 54 - 2). Эта метильная группа защищает собственную ДНК клетки от действия рестриктазы. Попавшая в клетку чужеродная ДНК такой защиты не имеет, и рестриктаза ее разрезает.

Многие рестриктазы делают разрезы в цепях ДНК с некоторым смещением. Образующиеся неспаренные участки называют "липкими" концами, т.к. они образуют водородные связи с комплементарными им "липкими" концами. Если в смеси фрагментов различных ДНК, полученных при обработке одной рестриктазой, создать условия для ренатурации (§7) и добавить фермент лигазу (§8), который соединяет дезоксирибозу одного нуклеотида с остатком фосфорной кислоты другого, то цепи ДНК восстановят свою целостность. При этом могут возникнуть гибридные молекулы ДНК (рис. 54 - 3).

Если мы хотим, чтобы сконструированная нами ДНК работала в клетке, т.е. обеспечивала синтез РНК и белка, необходимо, чтобы она содержала не только структурный ген, но и промотор, а также последовательность, обеспечивающую трансляцию. Они могут быть взяты из клеток разных организмов.

Для того чтобы молекула чужеродной ДНК не терялась при делении клеток, она либо должна быть встроена в ДНК клетки (§53), либо должна содержать специальные последовательности, которые обеспечивают ее правильное удвоение и расхождение в обе дочерние клетки при делении. Такие последовательности называют "**векторами**". Наиболее распространенными векторами являются **плазмиды**.

Плазмиды представляют собой кольцевые двуцепочечные молекулы ДНК, состоящие из нескольких тысяч пар нуклеотидов. Каждая бактерия, помимо основной молекулы ДНК кольцевой формы размером около  $5 \times 10^6$  пар нуклеотидов, может содержать несколько различных плазмид. Они содержат регуляторные участки, которые позволяют им удваиваться независимо от репликации бактериальной ДНК.

Плазмиды несут такие жизненно важные для бактерии гены, как гены устойчивости к различным факторам: например, лекарственным препаратам (антибиотики) или тяжелым металлам. Бактерия, имеющая разные плазмиды, приобретает устойчивость к различным факторам. Бактерии могут довольно легко обмениваться плазмидами друг с другом.

Устойчивость к антибиотикам, которую плазида придает бактериальной клетке, значительно упрощает отбор тех бактерий, в которые внедрилась плазида. Так, у нас есть плазида, несущая устойчивость к ампициллину. Соединяем ее с геном нужного нам белка и вносим в суспензию бактерий. Бактерии высеем на питательную среду, содержащую ампициллин. Те бактериальные клетки, которые не содержат плазмиду, погибают. Остаются только те, которые получили плазмиду-вектор. Они размножаются на питательной среде, и вместе с ними происходит размножение плазмиды со встроенной ДНК. Говорят, что идет клонирование рекомбинантной ДНК.

Кодирующую последовательность ДНК либо создают искусственным образом, основываясь на последовательности аминокислот в полипептиде, либо синтезируют с помощью обратной транскриптазы на молекуле иРНК (§9), либо выделяют соответствующий ген из клеточной ДНК.

Чаще всего процесс поиска гена начинается с конструирования "библиотеки ДНК". Для получения библиотеки суммарную ДНК клетки фрагментируют и клонируют в плазмидах или фагах (рис. 54 - 4). Если при этом мы получили достаточно много клонов, содержащих разные фрагменты ДНК, то мы можем надеяться, что для любого гена клетки найдется клон его содержащий. Такая библиотека называется представительной. **Представительная библиотека ДНК** человека должна содержать не менее 1500000 независимых клонов. Среди полученных клонов с помощью гибридизации (§7) отыскивают тот, который содержит ДНК, кодирующую нужный нам белок.

Для проведения реакции гибридизации необходимо иметь одноцепочечную молекулу ДНК, комплементарную части структурного гена и содержащую радиоактивные изотопы. Кроме того, нужно иметь отпечатки колоний бактерий, полученные методом реплик (рис. 45 - 2). Эти отпечатки наносятся на специальную бумагу, удерживающую бактерий. Затем ее обрабатывают таким образом, чтобы вызвать гибель бактерий и денатурацию их ДНК, и наносят на нее раствор комплементарной ДНК с радиоактивной меткой. В тех местах, где происходит гибридизация, на специальном приборе обнаруживается повышенное радиоактивное излучение. Именно эти клоны бактерий оставляют для дальнейшего размножения и получения нужного количества гибридной ДНК.

Простота устройства плазмид и легкость, с которой они "входят и выходят" из бактерий, используется генными инженерами для введения в клетки бактерий генов высших организмов. Кроме плазмид, в качестве векторов используют ДНК фагов, вирусов и др.

Выбор вектора зависит от целей, которые преследует внедрение чужеродной ДНК.

Для внедрения чужеродной ДНК в клетки эукариот требуются более сложные методы. Например, используют химические вещества, нарушающие целостность плазматической мембраны, либо “обстреливают” клетки мельчайшими металлическими шариками, покрытыми молекулами ДНК, и т.д.

Перенос генов в бактериальные клетки дал уникальную возможность получения редких белков человека в промышленных масштабах. Так, с начала 80-х гг. из бактерии *Escherichia coli* получают такие белки, как соматотропин (гормон роста), интерферон (§9) и инсулин, который необходим для лечения некоторых форм сахарного диабета.

Сахарным диабетом страдают несколько миллионов людей на Земле. Инсулин для их лечения раньше получали из органов животных. Однако у многих пациентов такой инсулин вызывал резкую иммунологическую реакцию и приводил к отягощению состояния здоровья. В настоящее время инсулин производится генно-инженерными методами.

Ген инсулина человека содержит информацию о последовательности 108 аминокислот. Выделяемый в кровь зрелый инсулин состоит из двух полипептидных цепей, 21 и 30 аминокислот, соединенных дисульфидными связями (рис 5 - 7). Созревание белка происходит постепенно (рис. 54 - 5). Вначале отрезаются 24 аминокислотных остатка на N-конце молекулы. Они служат сигналом для синтеза полипептида на мембране ЭПС. В цистернах аппарата Гольджи происходит вырезание последовательности из 33 аминокислотных остатков (С), она необходима для правильного образования дисульфидных мостиков. Понятно, что процессы созревания белка в прокариотической клетке происходить не могут. Поэтому, для бактериального производства инсулина были вначале синтезированы химическим способом две последовательности А и В. Затем их встроили в структурный ген плазмиды, внедрили в клетки *E. coli*. Белки были синтезированы. Из них вырезали последовательности А и В, затем химически инициировали образование между ними дисульфидных связей. Такой сконструированный инсулин ничем не отличался от инсулина, синтезируемого клетками человека.

Выяснение точной последовательности нуклеотидов в гене является одним из важнейших этапов его изучения. Процесс определения первичной структуры гена называется секвенированием.

Принцип одного из методов секвенирования объясним на следующем примере. Допустим, что у нас имеется нуклеотидная последовательность из 10 нуклеотидов (рис. 54 - 6). Мы присоединяем радиоактивную метку к нуклеотиду, находящемуся на 5'-конце. Затем делим раствор ДНК на четыре пробирки. В каждой пробирке проводим специфическую реакцию, которая разрывает ДНК после определенного нуклеотида. Далее проводим электрофоретическое разделение фрагментов из каждой пробирки и сопоставляем размеры фрагментов, содержащих радиоактивную метку. С помощью такого метода можно “прочитать” в одном эксперименте последовательность из нескольких сотен нуклеотидов.

К началу 2000 года установлены нуклеотидные последовательности ДНК многих вирусов и бактерий, пекарских дрожжей, одного из вида круглых червей. К концу 2001 года практически “прочитана” вся ДНК человека. Ее анализ

позволит понять молекулярные основы возникновения болезней человека и целенаправленно искать способы их лечения.

## Вопросы

- Какие еще молекулы ДНК должны образоваться в эксперименте, изображенном на рис. 54 - 3?
- Работая с плазмидами, генные инженеры, прежде всего, составляют ее рестрикционную карту, т.е. находят участки, по которым она может быть разрезана разными рестриктазами. Как вы думаете, для чего?
- Какое расположение полос будет на электрофореграмме при секвенировании последовательности ААГЦТТАГТТ?
- Предложите последовательность процедур для клонирования ДНК, полученной с помощью обратной транскриптазы.

## Глава IX. Современная биология и медицина

Нормальная жизнедеятельность человека, как и особей любого другого вида, возможна только при сочетании тех экологических факторов, к которым шло приспособление в ходе его эволюции. Нарушение соответствия организма условиям существования приводит к гибели или развитию болезней.

Болезни могут быть вызваны самыми разными внешними воздействиями. Кроме того, существуют **наследственные болезни**, которые развиваются при наличии генетических изменений в половых клетках.

Не всегда можно провести четкую границу между наследственными и ненаследственными заболеваниями. Генетическая структура каждого организма неповторима. На один и тот же внешний фактор разные особи реагируют по-разному, т.е. имеют различную **предрасположенность к тем или иным заболеваниям**.

В основе практически любого заболевания лежит нарушение нормального функционирования клеток организма. Современная биология достигла такого уровня, который позволяет устанавливать молекулярные и клеточные механизмы развития патологии и целенаправленно искать и разрабатывать эффективные методы диагностики, предупреждения и лечения заболеваний.

### § 55. Влияние внешних факторов на здоровье человека

Заболевания могут быть вызваны изменением самых разных факторов внешней среды. Это может быть повышение уровня ионизирующего излучения или перепады давления, заражение вирусами или микроорганизмами. Изменения химического состава воздуха или пищи, которые происходят, в том числе и в результате производственной деятельности человека, также влияют на здоровье.

Выявление причины заболевания и клеточных механизмов его развития помогает выбрать методы лечения или способы предупреждения патологии.

Человек, как и другие животные, являясь гетеротрофом, не умеет синтезировать все необходимые ему вещества. Его нормальная жизнедеятельность нарушается при недостатке в продуктах питания некоторых ненасыщенных жирных кислот (§3), аминокислот (§5), витаминов (§12). В частности, при отсутствии витамина С (аскорбиновой кислоты) снижается способность организма противостоять инфекционным заболеваниям, уменьшаются регенерационные свойства эпителия, развивается цинга. У большинства животных это соединение синтезируется в организме из глюкозы, и только у некоторых млекопитающих, в частности, у приматов, соответствующий фермент “утерян” в ходе эволюции, т. к. они, будучи всеядными животными, получали

аскорбиновую кислоту в достаточном количестве с растительной пищей.

Часть витаминов человек получает в результате жизнедеятельности бактерий-симбионтов, живущих в кишечнике.

Для построения многих жизненно важных соединений человеку необходимо получать с пищей достаточное количество кальция, фосфора, железа и других биогенных химических элементов (§2). Так, при недостатке йода в пищевых продуктах нарушается функция щитовидной железы. Известно даже заболевание - эндемический зоб, которое поражает людей в тех местностях, где в почве и воде низкое содержание йода.

Нарушение функционирования организма наблюдается не только при недостатке, но и при избытке некоторых веществ. Так, известно заболевание, которое развивается при избытке витамина D; с увеличенным потреблением холестерина связывают развитие атеросклероза и ишемической болезни сердца и т.д.

Атеросклероз и ишемическая болезнь сердца находятся в списке самых распространенных заболеваний. Конечно, не всегда их причиной являются только внешние факторы, существует и генетическая предрасположенность. Но в этом случае требования к питанию должны быть особенно строгими. В частности, если в рационе больных атеросклерозом заменить насыщенные жирные кислоты полиненасыщенными, то их состояние значительно улучшается. Такой метод лечения был предложен после того, как выяснилось, что атеросклерозу практически не подвержены эскимосы Гренландии, которые потребляют большое количество рыбьего жира, содержащего полиненасыщенные жирные кислоты.

Особое внимание ученых и врачей привлечено к выяснению механизмов заболеваний, вызванных загрязнением окружающей среды продуктами производственной деятельности человека. Чужеродные для живых организмов вещества называют **ксенобиотиками** (греч. xenos - чужой и biotos - жизнь). Среди них есть вещества как неорганической, так и органической природы.

Из неорганических веществ следует особо упомянуть **токсичные металлы**. Про токсичность мышьяка знают все, но оказалось, что токсичным действием обладают и некоторые другие металлы, такие как свинец, кадмий, ртуть и даже широко распространенный алюминий.

Некоторые растения обладают способностью аккумулировать в себе определенные металлы, поэтому велика вероятность попадания их через цепи питания в организм человека. Клетки не справляются с утилизацией избыточного количества ионов металлов. Последние становятся инициаторами окислительных процессов, нарушающими нормальное функционирование прежде всего клеточных мембран. Кроме того, ионы чужеродных металлов

могут конкурировать с биогенными металлами за места в ферментах и других белках, при этом белки теряют свою активность. Результатом является либо острое отравление организма, заканчивающееся смертельным исходом, либо медленно развивающееся заболевание, которое может проявиться только через несколько лет.

Реакция на токсические металлы зависит и от дозы, и от питания (при полноценном питании действие тяжелых металлов проявляется слабее), и от индивидуальных особенностей организма. Для установления связи между содержанием того или иного металла в окружающей среде и заболеваниями человека обычно сравнивают частоту заболеваний в районах с разной степенью загрязнения. В загрязненных районах с более высокой частотой наблюдаются такие изменения в организме человека, как уменьшение иммунологической реактивности, аллергические заболевания, замедление физического и нервно-психического развития, анемия, развитие новообразований, хронические заболевания. В таких районах чаще рождаются дети с врожденными аномалиями развития.

Токсичные органические вещества вырабатываются живыми организмами для борьбы за место в экосистеме. Все вы, наверное, слышали о столбнячном или дифтерийном токсинах, о токсинах ядов пчел, скорпионов, ядовитых змей, растений и др. Однако количество токсинов естественного происхождения не идет ни в какое сравнение с количеством, вырабатываемым человеком. Лишь недавно человечество отказалось от применения боевых отравляющих веществ, но постоянно в окружающую среду поступают токсические органические вещества, образующиеся при сгорании ископаемого топлива и мусора, в виде отходов металлургической, химической и целлюлозно-бумажной промышленности и т.п. Выброшенные в атмосферу такие вещества обычно сорбируются на поверхности пылевых частиц и могут быть перенесены на большие расстояния.

Наиболее известные среди них бенз(а)пирен и группа хлорорганических веществ, известных под названием диоксины (рис. 55 - 1). Для этих веществ доказано выраженное канцерогенное действие.

Бенз(а)пирен - одно из веществ, образующихся при сгорании табака. В воздухе непроветриваемой комнаты, где находится курильщик, содержание бенз(а)пирена может в тысячи раз превышать то количество, которое считается относительно безопасным для здоровья. Таким образом, риск рака легких для находящихся в таких комнатах людей резко возрастает. Именно поэтому запрещают курить в служебных помещениях.

Диоксины отличаются химической устойчивостью и очень плохо выводятся из организма. Кроме канцерогенного действия, они обладают еще угнетающим действием на внутриутробное развитие организма и приводят к рождению детей с множественными уродствами, а, кроме того, резко снижают

иммунитет. Клеточный механизм действия диоксина заключается в том, что он присоединяется к одному из типов ферментов и меняет их действие так, что те начинают производить так называемые свободные радикалы, которые запускают окислительные процессы в клетке.

**Инфекционные заболевания** - это огромная область нарушений нормального функционирования организма в результате заражения микроорганизмами: вирусами, бактериями, грибами и простейшими. Часто болезнь развивается в результате интоксикации. Токсины могут ингибировать действие клеточных ферментов, нарушать нормальную проницаемость мембран и даже разрушать их.

Для того, чтобы успешно бороться с инфекционными заболеваниями, требуется детальное знание механизмов распространения инфекции и развития болезни. В различных случаях используются разные методы.

Для лечения инфицированных микроорганизмами людей часто применяют антибиотики, которые являются продуктами жизнедеятельности других микроорганизмов. Механизмы действия разных антибиотиков различны. Так, пенициллины препятствуют образованию клеточной стенки бактерий (§21), тетрациклины нарушают синтез нуклеиновых кислот и т.д.

При длительном применении антибиотиков рано или поздно появляются мутанты, устойчивые к их действию. Говорят, что “вырабатывается” устойчивость к антибиотику. Поэтому ведется постоянный поиск все новых и новых веществ, действующих на разнообразные процессы в клетках патогенных микроорганизмов. Иногда удается получить антибиотики с широким противомикробным действием путем химической модификации природных предшественников (ампициллин, например).

От многих инфекционных заболеваний предохраняет предварительная иммунизация инактивированными вирусами и бактериями либо их токсинами, сохранившими антигенные свойства (§24). Для борьбы с вирусными инфекциями предварительная иммунизация является наиболее действенным методом.

Традиционные вакцины - это либо убитые целые клетки, либо в значительной степени ослабленные вирулентные штаммы. Эти вакцины часто неэффективны, имеют малую продолжительность действия, иногда даже вызывают смертельный исход, опасны и трудны в изготовлении, дороги и не однородны по составу. Например, при вакцинации убитыми клетками возбудителя коклюша часто возникают побочные эффекты, имеющие неврологический характер. В то же время иммунизация обезвреженным коклюшным токсином дает хорошие результаты. Массовое производство таких мутантных токсинов дает генная инженерия.

Однако не от каждого вирусного заболевания помогает иммунизация. Например, ретровирусы (§9) находятся в организме как вирионы, содержащие РНК. Но кроме них существует интегрированная в хромосомы ДНК-копия вирусной РНК, к которой невозможно создать иммунитет. Иногда иммунизация

может даже принести вред, как это происходит в случае вируса иммунодефицита человека (ВИЧ) (§24). Для борьбы со СПИДом разрабатываются совсем другие подходы. Одним из них может оказаться введение в организм больного коротких последовательностей РНК, комплементарных началу информационных РНК вируса, - **антисмысловые РНК**. С образовавшимися двуцепочечными участками не могут взаимодействовать рибосомы, синтез вирусных белков не происходит, следовательно, не образуются новые вирионы. Для полного избавления от вируса возможно использование гемосорбции - процедуры пропускания крови через специальные колонки, содержащие антитела и к вирусу, и клеткам, заражаемым вирусом. Эти антитела прикреплены к веществу, заполняющему колонку. Они сорбируют на себя вирионы, содержащиеся в крови, и клетки, среди которых могут быть как зараженные, так и незараженные. Кровь очищается от вируса, но лишенный одного из классов Т-лимфоцитов человек на две недели становится абсолютно беззащитным перед любой инфекцией, и его нужно содержать в идеально стерильных условиях. Через две недели появляются вновь синтезированные лимфоциты и человек полностью здоров.

Наиболее сильное влияние неблагоприятных внешних факторов проявляется при их действии на формирующийся зародыш. Около 2% детей рождаются с врожденными патологиями развития, вызванными воздействиями на материнский организм так называемых **тератогенов** (от греч. *teratos* - урод). Это ионизирующее излучение, гормональные или противоопухолевые препараты, инфекционные заболевания такие, как краснуха, токсоплазмоз, герпес и др.

## Вопросы

- Какие организмы способны синтезировать все необходимые им органические вещества?
- Для чего используются в клетках ионы железа, кальция, калия, натрия?
- Какие процессы будут нарушены в клетке, если мембраны потеряют свойство избирательной проницаемости?

## § 56. Наследственные заболевания

Каждый сотый ребенок рождается с наследственной патологией. Количество известных наследственных заболеваний превышает 4 тысячи. Среди них есть **моногенные заболевания**, т.е. являющиеся результатом мутации одного гена, но есть и такие, которые обусловлены комплексом генов. Некоторые наследственные болезни лечат терапевтически, в том числе и с помощью продуктов, полученных методами генной инженерии. Создаются методы внедрения необходимой генетической информации непосредственно в клетки больного человека.

Разрабатываются **методы пренатальной** (лат. *prae* - впереди и *natalis* - относящийся к рождению) **диагностики**, которые позволяют диагностировать некоторые патологии у зародышей на ранних этапах внутриутробного развития.

Наследственные заболевания составляют примерно четвертую часть от всех врожденных патологий. Они являются результатом мутаций в одном или нескольких генах.

Генетические нарушения могут приводить к гибели эмбриона на разных стадиях развития, могут быть причиной ранней (до года) смерти ребенка, могут проявиться сразу после рождения или во взрослом состоянии. Так, серповидноклеточная анемия (§ 5) начинает проявлять себя только после рождения ребенка, так как ген, кодирующий  $\beta$ -цепь гемоглобина, не работает у плода (молекула гемоглобина плода состоит из цепей  $\alpha$  и  $\gamma$ . В постэмбриональном развитии ген, кодирующий  $\gamma$ -цепь, прекращает работу и включается ген, ответственный за синтез  $\beta$ -цепи).

Существует тяжелое наследственное заболевание - хорья Гентингтона. Оно выражается в нарушении координации движений и развитии слабоумия. Определяется оно доминантным геном с полной пенетрантностью 25, расположенным в 4-й хромосоме. Признаки болезни начинают выявляться только после достижения больным 20-25 лет. Часто к этому времени человек успеваеt оставить потомство и, следовательно, передать ген по наследству.

Ребенок может получить генетическое заболевание по наследству от своих далеких предков. Но мутация может возникнуть и при формировании половых клеток у его непосредственных родителей. Анализируя родословные (рис. 29 - 10; 56 - 1), можно установить, определяется заболевание доминантным или рецессивным геном? В какой хромосоме расположен ген: в половой или аутосоме (рис. 56 - 2)?

Частота мутантных аллелей в популяции, как правило, невелика, поэтому мала вероятность встречи двух гетерозигот, в потомстве которых возможно появление ребенка с патологическим признаком. Однако эта вероятность во много раз увеличивается для детей, родившихся в близкородственных браках (рис. 56 - 2; 56 - 3).

Патология может развиваться не только при наличии мутантных генов, но и в случае увеличения их числа, например в случае дупликации участка хромосомы или наличия лишней хромосомы. Например, при неправильном расхождении хромосом в первой анафазе мейоза могут возникнуть клетки с 22 и 24 хромосомами. При слиянии их с нормальной гаметой возникают зиготы с 45 и 47 хромосомами. Судьба такой зиготы зависит от того, какая хромосома отсутствует или какая хромосома лишняя. Если

недостает аутосомы, то такие зародыши гибнут на разных стадиях внутриутробного развития. В случае 47 хромосом в диплоидном наборе все зависит от того, какая хромосома лишняя. Если это 1-20-я или 22-я хромосомы, то также наблюдается гибель во внутриутробном периоде развития зародыша, либо новорожденный рождается с многочисленными пороками развития и вскоре погибает. Если лишняя 21-я хромосома, то у ребенка диагностируют синдром Дауна. Патология названа так по имени описавшего ее впервые врача. Она проявляется в задержке роста, умственной отсталости, и множественных нарушениях развития, которые приводят к более быстрому старению организма и сокращенной продолжительности жизни.

Изменения в числе половых хромосом проявляются немного иначе. Дело в том, что Y-хромосома содержит лишь несколько генов, влияющих на определение мужского пола, основная часть ее ДНК генетически неактивна. X-хромосома содержит около 2000 генов. Получается, что у мужских организмов находятся одна доза этих генов, а у женщин - две, но работает только одна из них. Вторая половая хромосома женских особей практически не функционирует. Таким образом, лишняя Y-хромосома у мужчин с XYY-набором половых хромосом практически себя не проявляет. Лишняя X-хромосома у женщин (XXX) также проявляет себя не значительно. Даже лишняя X хромосома у мужских особей (XXY) вызывает не такие большие изменения, как наблюдаются при синдроме Дауна. Более того, жизнеспособны женские особи с одной половой хромосомой (X0), а нарушения их развития, так как у особей XXY, связаны с изменением роста и недоразвитием половых органов. Умственное развитие меняется незначительно.

Успех лечения наследственных заболеваний различен в каждом конкретном случае. Например, существует заболевание фенилкетонурия. Оно развивается при недостатке фермента, превращающего аминокислоту фенилаланин в тирозин. В результате в организме наблюдается, с одной стороны, нехватка тирозина, который необходим для синтеза пигмента - меланина, гормона - тироксина и других веществ. С другой стороны, имеется избыток фенилаланина, который у здоровых особей превращается в тирозин, а затем расщепляется до углекислого газа и воды и таким образом выводится из организма. Развивается заболевание, которое проявляется в значительной задержке умственного развития. Считается, что фенилаланин вступает в несвойственные ему реакции и возникающие продукты, отравляют клетки головного мозга. Это заболевание научились лечить с помощью специальной диеты, в которой строго контролируется содержание аминокислот фенилаланина и тирозина. Чем раньше начинают такую диету, тем успешнее лечение.

Ряд моногенных наследственных заболеваний в настоящее время поддается лечению введением в организм белков, синтезированных генно-инженерными методами (сахарный диабет). Разрабатываются методы **генотерапии** - внедрение в клетки гена, который обеспечивает синтез белка в клетке. Для этого необходимо иметь последовательность, кодирующую нормальный белок, встроенную в подходящий вектор (§54). Клетки больного выделяют, внедряют в них ДНК, затем ведут отбор в клеточной культуре тех клеток, в которые ген встроился и где он работает. Эти клетки размножают и вводят больному. Такую процедуру можно проделать с клетками печени, костного мозга и некоторыми другими. К сожалению, такие клетки вскоре погибают и необходимо всю процедуру повторять, но, тем не менее, состояние больных улучшается хотя бы на некоторое время.

Заболевания, зависящие от многих генов, связанные, например, с изменением числа хромосом, пока лечить не удается. Здесь на помощь приходят методы пренатальной диагностики. Они позволяют установить генетические нарушения в зародыше в возрасте нескольких недель внутриутробного развития. В этом случае родители имеют возможность решить, хотят ли они иметь неизлечимо больного ребенка.

Существует служба медико-генетического консультирования, куда обращаются родители, у которых высок риск рождения больного ребенка (возраст женщины старше 39 лет, ранее обнаруженные в семье наследственные заболевания, воздействие ионизирующего излучения или химических мутагенов и др.).

Знание генетических причин развития некоторых патологий позволяет оценить риск появления больного ребенка.

Например, в консультацию обращается супружеская пара, у которой первый ребенок с синдромом Дауна. Их интересе, какова вероятность того, что их второй ребенок будет здоровым? Обследование их первого ребенка обнаруживает у него 47 хромосом, три 21-х хромосомы. Частота неправильного расхождения хромосом 21-й пары составляет в среднем для популяции 0,001-0,002. Однако иногда встречаются случаи, когда в клетках индивидуума с синдромом Дауна обнаруживают 46 хромосом. Тогда проводят детальный анализ хромосом обоих родителей. Часто оказывается, что у одного из родителей кариотип изменен: небольшой участок 21-й хромосомы прикреплен к какой-то другой хромосоме, которая при этом увеличилась в размерах. Для того, чтобы обнаружить эту хромосомную перестройку иногда необходимо использовать методы дифференциального окрашивания хромосом (§ 14) (рис. 56 - 4). Перенос участка хромосомы с одного места на другое часто не сказывается на фенотипе индивидуума с такой перестройкой хромосом. Однако при расхождении хромосом в мейозе могут получаться **несбалансированные гаметы**, в которых либо не хватает генетического материала, либо он оказывается в тройной дозе (рис. 56 - 5).

В такой ситуации вероятность рождения ребенка с синдромом Дауна составляет 1/3.

При высоком риске рождения больного ребенка проводят дальнейший анализ. Крупные пороки развития зародыша можно выявить при анализе крови материнского организма, в которой в этих случаях обнаруживают специфические белки. Информацию о крупных пороках дает также ультразвуковая диагностика плода. Но для анализа кариотипов или установления моногенных заболеваний необходимо исследовать клетки плода.

Для этого, не повреждая зародыш, берут клетки ворсинок хориона или лимфоциты из крови пуповины. Помещают их в искусственные условия и стимулируют клеточные деления.

В настоящее время научились диагностировать уже более 1000 моногенных болезней. В клетках зародыша можно обнаружить не только отсутствие нормально работающего фермента, но и определить измененный ген. Здесь помогает ДНК-диагностика, в основе которой лежат методы молекулярной биологии позволяющие обнаружить изменения первичной структуры ДНК. Эти методы постоянно совершенствуются. Предпринимаются попытки проводить диагностику генных болезней в клетках зародыша до того, как он имплантируется в стенку матки. Для этого от зародыша на стадии 8 клеток берут 1-2 бластомера, анализируют их ДНК и, если патология не обнаруживается, зародыш имплантируют в матку. Такой способ предупреждения наследственных заболеваний кажется наиболее перспективным.

## Вопросы

- В чем различие между наследственными и врожденными заболеваниями?
- Какими методами можно установить, что заболевание является наследственным, а не зависит от внешних условий?
- Как можно установить рецессивность или доминантность мутации и ее локализацию в половой хромосоме или аутосоме у человека? А у дрозофилы?
- На рис. 56 - ??? найдите пары хромосом №1, №2, №3, хромосомы №№ 13-15, №№ 19-20, №№21-22 + Y.
- Как вы считаете, можно ли отличить на препаратах женский кариотип от мужского, не применяя методы дифференциального окрашивания?

- Как будет проявляться доминантный признак в поколениях, если ген, его определяющий, находится в Y-хромосоме?

## Глава X. Биологические основы охраны природы

Охрана природы - одно из основных приложений биологических знаний. Ее главная цель - поддержание уровня биологического разнообразия, которое обеспечивает эволюцию популяций, а также экосистем разного ранга - от биогеоценозов до биосферы. Кроме того, к природоохранным мероприятиям относят восстановление используемых человеком биоресурсов.

Сохранение биологического разнообразия является составной и неотъемлемой частью стратегии устойчивого развития (§41).

Разнообразие живых существ используется человеком и для введения новых видов живых существ в культуру и в селекционном процессе (§51).

Для сохранения биологического разнообразия необходим представительный набор охраняемых территорий, совершенствование охраны отдельных видов живых существ и экосистем, их всестороннее исследование, а также использование различных методов сохранения видов и генофонда, как в природе, так и в искусственных условиях.

### § 57. Сохранение и поддержание биологического разнообразия на популяционно-видовом уровне

Вымирание многих видов и исчезновение отдельных популяций на протяжении последних нескольких тысячелетий явно связано с деятельностью человека. Нередко это сознательное истребление вида. Считается, что скорость вымирания видов в современную эпоху выше естественной в 1000-10000 раз. За последние 400 лет из-за человека исчезло не менее 600 видов животных и почти 400 видов растений.

Виды, подвиды и популяции, нуждающиеся в охране, вносятся в специальные списки, снабженные биологическими комментариями. Такие перечни обычно называют "**Красными Книгами**", так как в первом подобном официальном международном издании виды, которым угрожала опасность, были помещены на красных листах. Разработаны специальные критерии, позволяющие установить необходимые охранные мероприятия.

В России включение вида в "Красную Книгу" означает введение полного запрета на его изъятие из природы.

Можно привести довольно длинные перечни видов, внесенных в разнообразные "Красные Книги". Несколько примеров. В международный "Красный Список" внесены такие млекопитающие, как гепард, снежный барс, или ирбис, амурский тигр, большинство крупных видов китов, птицы - красноногий ибис (см. форзац), стерх, насекомые - бабочки-голубянки из рода макулинеа, аполлон. В России, кроме большинства перечисленных видов, строгой охране подлежат такие животные, как уссурийский леопард, калан (млекопитающие), гусь-сухонос, восточно-сибирские виды

журавлей, рыбный филин (птицы), реликтовый усач (см. форзац), уссурийский палочник, степная дыбка, многие шмели и дневные бабочки - парусник Маака, серецин (насекомые).

Довольно велик список "краснокнижных" растений, среди них - кирказон маньчжурский, женьшень, магнолия обратнойцевидная, лотос, многие орхидеи, в том числе башмачки настоящий и крупноцветковый (см. форзац), водяной орех.

Охрана отдельных видов живых организмов, их групп или (реже) популяций является традиционной. Запрет на изъятие отдельных видов накладывался еще в Древнем Египте, хотя, конечно, в те времена чаще всего мотивы охраны определялись религиозными воззрениями. Сейчас охрана видов, а также их отдельных популяций, широко распространена.

В 1994 г. Международный союз охраны природы предложил новую, очень подробную классификацию видов и популяций для переиздания "Международной Красной Книги". Эта классификация основана в первую очередь на популяционных критериях и включает следующих основные категории:

- вымершие виды (или таксоны),
- вымершие в природе,
- виды в крайне опасном положении,
- виды в опасном положении,
- уязвимые виды.

Помимо "Красных Книг" есть разнообразные ограничения на изъятие разных видов из природы. Эти ограничения могут носить как общероссийский, так и местный характер. Пример - это запрет отстрела многих промысловых птиц во время брачного сезона и выращивания птенцов или на отлов рыб во время нереста. Наиболее важны ограничения на международную торговлю, как особями охраняемых видов, так и продуктами, полученными из них.

Для охраны видов и популяций важно понимание причин вымирания.

В истории человечества такой причиной часто было интенсивное антропогенное воздействие. Один из наиболее ярких примеров уже исчезнувших видов - странствующий голубь (рис. 57 - 1). Его численность в Северной Америке еще в начале XIX в. была просто колоссальной, а в конце этого века в природе видели последних его представителей. В зоопарке последний экземпляр странствующего голубя погиб в 1914 г. Крупное морское млекопитающее - стеллерова корова (рис. 57 - 2) - было обнаружено русской экспедицией в 1741 г., а уже к 1768 г. она была полностью выбита моряками. Среди вымерших видов преобладают брюхоногие моллюски, птицы и млекопитающие.

Возможно, что охота древних людей сыграла важную роль в

исчезновении на севере Евразии и в Северной Америке мамонтов, шерстистых носорогов, лошадей (см. §43). Исчезновение того или иного вида стенобионтов (§43) может быть связано с уничтожением определенного типа экосистем. Резкое сокращение численности большой панды в Центральном Китае является результатом сведения девственных лесов, в которых растет их кормовое растение - бамбук.

Деятельность человека может привести и к существенному изменению популяционной структуры, например, к изъятию размножающихся или молодых особей. Иногда человек завозит более сильных конкурентов, мощное развитие которых приводит к исчезновению местных, локально распространенных форм. Завоз на Гавайские острова нескольких видов тропических растений из рода пассифлора привел к вытеснению одним из них многих местных эндемичных растений. Это привело к сокращению области распространения своеобразных гавайских лесных экосистем.

Непосредственная причина вымирания - это, как правило, превышение смертности над пополнением популяции (см. §32). Отсутствие каких-либо ограничений на отлов, отстрел и сбор приводит к резкому сокращению численности многих промысловых видов, например, рыб. Сейчас разработаны правила, регулирующие изъятие. Часто они допускают отлов или отстрел только самцов, либо особей определенного размера.

Сокращение численности многих видов связано с заболеваниями. Реальную угрозу представляют возбудители сибирской язвы, ящура, миксоматоза и некоторых другие. Свои болезни есть и у растений. Источником распространения возбудителей часто являются одомашненные животные и растения, популяции которых из-за высокой плотности могут быть очагами распространения возбудителей.

Сейчас в качестве одной из причин вымирания популяций часто рассматривается фрагментация, т.е. расчленение единой популяции на более мелкие. Это значительно увеличивает вероятность исчезновения таких групп особей благодаря случайным факторам, а также инбридингу (см. § 46).

Существует математические модели, которые позволяют оценить численность **минимально жизнеспособной популяции**, т.е. такой популяции, в которой убывание генетического разнообразия за одно поколение крайне мало и которая может существовать долго.

Вспомните, что для этого важно не только общее число особей в популяции, но и то, какие это особи и каков их реальный вклад в будущие поколения. Для оценки числа размножающихся особей используют такой показатель, как **генетически эффективный размер** популяции (или ее **эффективная численность**). Чем ближе реальный и генетически эффективный

размер популяции, тем больше вероятность ее выживания.

Есть несколько моделей оценки эффективной численности:

Первая из них позволяет учесть соотношение разных полов:

$$N_e = 4N_1N_2/(N_1+N_2),$$

где  $N_e$  - генетически эффективный размер популяции,  $N_1$  и  $N_2$  - соответственно число самок и самцов.

Если известна эффективная численность и задано соотношение числа самцов и самок, то по этой формуле можно приблизительно оценить реальную численность минимально жизнеспособной популяции ( $N_1+N_2$ ), которую можно использовать при природоохранных мероприятиях. Причем речь идет только об особях, способных размножаться! Уменьшения же скорости утраты изменчивости в популяции в подобной ситуации часто можно добиться только за счет ее разделения на несколько поселений меньшего размера.

Другая модель предназначена для оценки эффективной численности для тех случаев, когда наблюдаются резкие флуктуации размера реальной популяции:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \left( \frac{1}{N_1} + \dots + \frac{1}{N_t} \right),$$

где  $t$  - количество поколений,  $N_i$  - количество особей в  $i$ -ом поколении.

Численность многих видов и популяций настолько мала, что реально выработать меры по их сохранению в живой природе очень сложно. Часто это осуществимо только в границах охраняемых территорий, где экосистемы охраняются полностью. Вместе с тем при выделении участков для охраны каких-то конкретных видов необходимо помнить, что многие из них распространены пятнисто и что для длительного существования популяции необходимо достаточно большое число особей, обычно связанных со значительной территорией.

Печальная судьба многих уже исчезнувших видов, например странствующего голубя, заставляет задуматься над другими возможными способами сохранения отдельных видов. Один из них - это **реинтродукция** (лат. re- приставка, означающая повтор, и *introductio* - введение) вида в те экосистемы, где они ранее были, но потом по тем или иным причинам исчезли. Так, успешным было возвращение одного из видов бабочек-голубянок в своеобразные меловые экосистемы Англии. Численность и ареал европейского зубра были частично восстановлены после Второй мировой войны в некоторых европейских заповедниках, в частности, в знаменитой "Беловежской пуще". Сейчас предпринимаются попытки реинтродуцировать лошадь Пржевальского в пустынные районы Монголии и Китая, а аравийского орикса - в пустыни Аравийского полуострова.

Сохранение генофонда может осуществляться за счет

искусственного разведения вида. Например, некоторые виды копытных (олень милу, или Давида, лошадь Пржевальского, антилопа аравийский орикс) сохранились только в зоопарках. Общее число особей каждого из этих видов не превышает нескольких сот голов.

Семена растений можно длительное время сохранять в специальных коллекциях, как сохраняется уникальная коллекция культурных и близких к ним дикорастущих растений, собранная Н.И. Вавиловым и его учениками (§51). В последнее время предпринимаются попытки создать подобные коллекции и для животных. Однако клетки животных сохранить труднее. Их приходится подвергать глубокому замораживанию. Но путь этот вполне реален, хотя и дорог.

## Вопросы

- Какие виды, обитающие в вашем регионе, занесены в "Красные Книги"? А какие виды следовало бы еще включить?
- Какими способами можно охранять отдельные виды и популяции?
- Предложите методы сохранения генофонда какого-то редкого вида.
- Предположим, что в одном из зоопарков удалось сохранить несколько пар странствующих голубей. Как вы думаете, с какими последствиями столкнулись бы жители США при реинтродукции этого вида?
- Оцените генетически эффективный размер популяции (эффективную численность) для следующих случаев:
  - 50 самцов и 50 самок
  - 10 самцов и 90 самок
  - 10 самцов и 990 самок
  - 90 самок и 10 самцов.

О чем свидетельствуют полученные результаты?

- Для известной эффективной численности (100 особей) оцените численность минимально жизнеспособной популяции при следующих соотношениях самцов и самок: 1:1, 2:1, 1:4, 1:10, 99:1. О чем свидетельствуют ваши вычисления?
- Оцените эффективную численность для следующих случаев:

	Поколение (число особей)				
	1	2	3	4	5
Вариант 1	100	1000	10	1000	100
Вариант 2	100	200	100	200	100

Вариант 3	1000	1000	10	1000	1000
-----------	------	------	----	------	------

Объясните полученные результаты.

### § 58. Сохранение и поддержание биологического разнообразия на экосистемном уровне

Поддержание биоразнообразия на экосистемном уровне частично достигается за счет традиционных природоохранных методов, направленных на регулирование либо изменение отдельных экологических факторов или форм антропогенных воздействий. Например, часто предлагается сокращение загрязнения, эрозии, соблюдение культуры земледелия и скотоводства. Однако основной способ сохранения и поддержания биоразнообразия на экосистемном уровне - это выделение участков (территорий и акваторий) с различным природоохранным режимом.

Такие участки обычно существенно различаются по природоохранному режиму. **Заповедники** - территории с наиболее жесткими ограничениями на деятельность человека. В России заповедники - научно-исследовательские учреждения. Их территории обычно включают ненарушенные или слабо нарушенные экосистемы. Здесь запрещена любая хозяйственная деятельность. Меньшие ограничения типичны для **национальных парков, заказников и памятников природы**.

Некоторые из таких участков охранялись на протяжении веков. Но подавляющее их большинство было создано в XX веке, когда вмешательство человека в жизнь природы во многих районах Земли стало катастрофическим. Один из современных подходов к выделению охраняемых участков - определение положения тех мест, где разнообразие видов наиболее велико.

Любая экосистема не может существовать без соседей. Как вы знаете (см. §36), нередко основные особенности экосистемы определяются потоками вещества и энергии из соседних экосистем. Именно поэтому при создании охраняемых природных объектов необходимо учитывать их взаимосвязь с окружением.

Важная черта всех экосистем - их динамичность. Невозможно законсервировать экосистему на какой-то стадии развития, даже климаксной. Развитие будет обязательно продолжаться. Это означает, что охраняемая территория должна включать в себя экосистемы, находящиеся на разных сукцессионных стадиях. Только в этом случае будут сохраняться виды, определяющие развитие экосистемы на том или ином этапе.

Каждый охраняемый участок ограничен по площади, поэтому в его пределах разнообразие может поддерживаться лишь на более

низком уровне, чем на исходной большей площади. По теоретическим оценкам, заповедник или резерват площадью 10 кв. км теряет 3 из каждых 10 видов, обитающих в его окрестностях на площади 100 кв. км. Это проявление так называемого эффекта **инсуляризации** (лат. *insula* - остров), связанного с ограничением площади и появлением преград, разрушающих естественные популяции видов.

Наиболее известный пример инсуляризации - это о. Барро-Колорадо, образовавшийся в 1914 г. при затоплении Панамского канала и почти сразу получивший статус заповедного. За полвека из 208 ранее гнездившихся здесь видов птиц исчезло 48. По теоретическим расчетам средний заповедник (около 4000 кв. км) через полвека должен потерять 11% видов крупных млекопитающих, а через 500 лет - почти половину (44%).

В общем виде эти процессы описываются моделью равновесия Мак-Артура и Уилсона для островных условий. В соответствии с этой моделью видовой состав изолированных участков находится в состоянии динамического равновесия между иммиграцией из районов, служащих источником заселения (например близлежащего континента), и вымиранием колонистов. Графическое отображение этой модели показано на рис. 58 - 1. Вы видите, что при увеличении числа видов на острове скорость успешного внедрения новых видов падает, а вероятность вымирания возрастает. На пересечении кривых есть точка S, соответствующая равновесному числу видов.

Сейчас во многих странах площадь охраняемых территорий достигает 10% от всей площади страны. В первую очередь это относится к развивающимся странам Африки и Южной Америки, а также к США и Канаде. В Европе общая площадь заповедников намного меньше, но их довольно много.

В России и других странах СНГ площадь охраняемых территорий далеко не достаточна. Самые большие по площади российские заповедники расположены в Сибири и на Дальнем Востоке. На юге Европейской России и в степях юга Сибири заповедников немного (форзац).

Среди заповедников есть биосферные. В России их 16 (на 1996 г.). **Биосферные заповедники** обладают международным статусом. Их размещение должно достаточно полно отражать все биомы Земли. Биосферные заповедники могут включать участки, на которых местное население ведет традиционное хозяйство, например, занимается отгонным скотоводством или подсечным земледелием. Если биосферный заповедник соседствует с интенсивно используемыми участками, то обычно он окружается территориями с менее жестким природоохранным режимом (рис. 58 - 2).

В национальных парках обычно разрешен туризм. Для этого отводятся специальные участки и размечаются тропы. Отдельные

участки подобных парков могут строго охраняться. Очень часто в национальных парках сохраняется разреженное местное население, которое ведет хозяйство традиционными способами. Часто национальные парки связаны с так называемыми буферными зонами заповедников, т.е. с участками, прилегающими к заповедникам и служащими для их защиты.

Заказники обычно предназначены для охраны какой-то группы биологических объектов, например, водоплавающих птиц. Разного рода резерваты и памятники природы обычно учреждаются местными властями. Их площадь невелика. Часто эти участки важны для функционирования местных экосистем либо для сохранения популяций разных видов. Нередко это просто территории интересные в эстетическом отношении.

Сходные типы охраняемых территорий есть и в других странах.

## Вопросы

- Какие охраняемые территории есть в вашем регионе? Сравните их по природоохранному режиму. Оцените необходимость их выделения и достаточность охранного режима.
- Какие еще охраняемые территории следовало бы организовать в вашем регионе? Обоснуйте необходимость их выделения и требуемые формы охраны.

## § 59. Биологический мониторинг и биоиндикация

Прогнозировать будущее как отдельных экосистем, так и всей биосферы позволяет **биологический мониторинг** (лат. *monitor* - тот, кто напоминает, предупреждает), т.е. система слежения и контроля за состоянием сообществ и популяций живых организмов. Задача биологического мониторинга - выяснение тенденций и закономерностей изменения сообществ и популяций, оценка перспектив их развития и разработка предложений по управлению экосистемами и популяциями.

Наблюдения за отдельными видами живых существ и состоянием некоторых сообществ - часто самый простой путь оценки изменений в экосистеме в целом. Изменение морфологии особей, численности, распределения видов и экологических групп обычно четко отражает перестройки на экосистемном уровне, в том числе в результате деятельности человека. Это, так называемая **биоиндикация**.

Биологический мониторинг и индикация могут осуществляться на разных уровнях. Одним из них является глобальный, охватывающий всю Землю и все типы экосистем.

В рамках Программы ООН по окружающей среде существует Глобальная система природоохранного мониторинга, в которой в компьютеризованном виде собираются различные данные, характеризующие состояние природы. Для получения данных используется специальное наземное и космическое оборудование. Передача данных осуществляется по быстродействующим линиям связи. Современные методы анализа информации уже позволяют оценить характер изменения загрязненности в различных районах.

Есть национальные и региональные системы биологического мониторинга, собирающие данные для какого-то конкретного участка земной поверхности.

Важной частью биологического мониторинга является биоиндикация, т.е. использование биологических объектов для оценки состояния экосистем. Дело в том, что многие физико-химические методы достаточно трудоемки. Но если наблюдать за изменениями состояния многих животных и растений, а также их популяций и сообществ, можно установить, как меняется их окружающая среда и даже прогнозировать эти изменения.

Основой биоиндикации является то, что каждый вид имеет определенные пределы существования - область толерантности. Многие живые организмы способны существовать в пределах очень небольших колебаний какого-либо фактора, например, солености. Именно они наиболее удобны для биоиндикации.

Если брать популяционный уровень, то и здесь можно выявить индикационные признаки. Например, для ряда видов хорошо известна связь между определенным фенотипом и состоянием окружающей среды. Нарастание доли темных (часто черных) особей березовой пяденицы обычно свидетельствует о повышении загрязнения местности (см. § 45).

Нередко чувствительным индикатором является и структура сообщества. Например, господство эврибионтов или видов, связанных с ранними стадиями сукцессий, обычно свидетельствует о значительных нарушениях в экосистеме.

Среди конкретных методов биоиндикации есть инструментальные, когда отобранные образцы приходится анализировать теми или иными физическими либо химическими методами, и есть визуальные, когда воздействие определяется по изменению морфологических, рисуночно-окрасочных и других явных признаков объекта-индикатора.

Например, хлороз - бледная окраска листьев между жилками (рис. 59 - 1) - обычно является результатом присутствия тяжелых металлов либо слабого воздействия газообразных выбросов

промышленности. Нередко наблюдаются некрозы (отмирание части тканей) (рис. 59 - 2), опадение листвы, изменения типичных форм и размеров, а также плодovitости. Очень четко на загрязнение воздуха реагируют лишайники.

Упомянутый выше хлороз, а также другие изменения в окраске листьев высших растений являются одним из типичных признаков, свидетельствующих о присутствии повышенных концентраций кислых газодымовых выбросов. Степень такого воздействия может быть оценена не только на глаз, но и с помощью некоторых химических методов (хроматография, спектрофотометрия), в частности благодаря тому, что в результате загрязнения хлорофилл начинает превращаться в другие соединения и соответствующие спектральные характеристики изменяются. При загрязнении часто нарушается и обычное соотношение каротиноидов.

Сейчас есть специально отобранные для биоиндикации формы живых существ. Так, сорт табака Bel W 3 очень восприимчив к содержанию озона. Даже при слабом его воздействии по всему листу образуются густые некротические серебристые пятна (рис. 59 - 3).

Многие растения и животные избирательно накапливают редкие химические элементы. В результате такой аккумуляции можно выявить интенсивность загрязнения экосистем, например, тяжелыми металлами (в первую очередь свинцом).

Биоиндикация в разных формах может быть использована во-первых, для оценки характера загрязнения воздуха. Так, некрозы у некоторых сортов гладиолусов, тюльпанов, петрушки свидетельствуют о повышенной концентрации фтористого водорода, межжилковые некрозы и хлорозы у люцерны, гречихи, гороха, большого подорожника - о присутствии двуокиси серы, деформация хлоропластов у фасоли и салата - хлора, отмирание цветочных почек петунии и закручивание листьев салата и томатов - о присутствии этилена.

Во-вторых, возможно широкое использование этого подхода для оценки загрязнения почвы. В этом случае особенно ценны виды, реагирующие на небольшие изменения химического и механического состава почвы, например, на засоление или вытаптывание. Так, на лугах появление пырея обыкновенного отражает разрушение дернины. Появление на распаханых участках хвощей свидетельствует о повышенной увлажненности почв.

## Вопросы

- Используя материалы учебника, разработайте схему биологического мониторинга на местном, региональном и глобальном уровнях: какие параметры, где, какими способами и как часто нужно отслеживать?
- Какие растения и животные, обитающие в вашей местности, можно использовать для биоиндикации?

