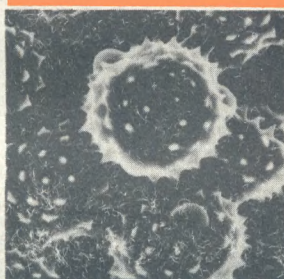
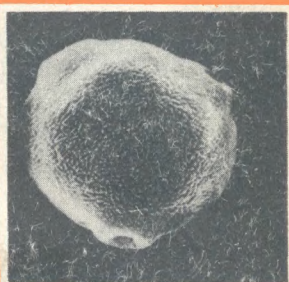


ЗНАНИЕ

НАРОДНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ • 1982
естественнонаучный факультет

БИОЛОГИЯ

НАШИХ
ДНЕЙ



НАРОДНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Естественнонаучный факультет

Издается с 1961 г.

БИОЛОГИЯ

НАШИХ ДНЕЙ



Издательство „Знание“
Москва 1982

ББК 28.08
Б63

Рецензент — профессор Б. И. Котляр

Б63 Биология наших дней: Сборник. Вып. 1.—
М.: Знание, 1982.— 112 с.— (Нар. ун-т. Есте-
ственнонаучный фак.).

35 коп.

50 000 экз.

Сборник подготовлен группой научных сотрудников Московского государственного университета.

В книге представлены очерки о некоторых аспектах ботаники, зоологии, молекулярной биологии. В них рассмотрены вопросы экологии древнейших организмов нашей планеты, этологии рыб, физиологии зрения, биоэнергетики и др., имеющие важнейшее теоретическое и народнохозяйственное значение.

Книга предназначена для всех, кто интересуется современными проблемами биологии, и может быть полезна слушателям народных университетов естественнонаучных знаний.

Б $\frac{2001400000-026}{073(02)-82}$ 51—82

ББК 28.08
57.026

© Издательство «Знание», 1982 г.

Предисловие

Предлагаемый читателю сборник «Биология наших дней» охватывает разные отрасли биологии и широкий диапазон описываемых объектов. Проблемы, освещаемые в нем, весьма разнообразны, но тем не менее актуальны и интенсивно разрабатываются в настоящее время как у нас, так и за рубежом. В сборнике собраны статьи зоологического, ботанического, а также молекулярного и физиолого-экологического направлений.

Здесь и описание строения, эволюции и физиологии цианобактерий (синезеленых водорослей), относящихся к древнейшей и крайне необычной группе живых существ, способных жить в экстремальных условиях. Излагаются основные, но при этом довольно подробные сведения по биоэнергетике, структуре и функции фотосинтетического аппарата, открытии мембранного электрического потенциала у фотосинтетиков, что связано с преобразованием солнечной энергии. Описывается пыльцевой анализ, широко применяющийся сейчас в биологии, геологии, медицине и других науках и позволяющий восстанавливать растительные ландшафты прежних эпох, проследить эволюцию растительного царства, определить возраст полезных ископаемых и т. д. Дается достаточно обширный материал по значению запахов в животном и растительном мире, по формируемым ими поведенческим и прочим реакциям, по возможным функциям запахов в различных экологических условиях. Разбираются нейрофизиологические явления в зрительной коре мозга человека и животных при полной и обратимой слепоте, дано описание фосфенов и намечаются пути для возвращения зрения полностью слепым. Излагаются вопросы адаптации рыб к различным воздействиям и условиям, в том числе таких важнейших для человека рыб, как осетровые, лососевые, карповые, вьюновые, обосновываются перспективы интенсификации их искусственного разведения.

Авторами статей являются крупные специалисты по данным проблемам. Таким образом, материал идет «из первых рук» и изложен на современном уровне с привлечением последних данных.

Разумеется, настоящий сборник не претендует на всесторонний охват такой обширной области знания, как биология. К этому можно было бы приблизиться в ка-

кой-то мере при его периодическом издании. Однако его статьи создают картину важных в теоретическом и практическом смысле исследований, проводимых в некоторых отраслях. Статьи сборника написаны понятным и доступным языком и он, несомненно, привлечет внимание не только ученых, а и широкой читательской аудитории.

Член-корреспондент АН СССР
М. В. Горленко



Солнце — энергия — жизнь...

А. А. Кондрашин,
кандидат биологических наук

В. Д. Самуилов,
доктор биологических наук

В великом долгу все живое перед «хлорофилловым зерном». Именно здесь заканчивается космическое путешествие кванта солнечного света и начинается пора земных его походов, сложных превращений его энергии. Результат этих превращений — жизнь. Очевидная аксиома: жизнь не может существовать и развиваться без поступления энергии извне. Сейчас уже можно описать основные принципы способа, с помощью которого живое обеспечивает себя энергией. Все, что нужно для этого: поймать и обуздать непоседливый квант солнечного света, направить его энергию на биосинтез органических соединений. И, если необходимо, окислить эти соединения, добыть запасенную в них химическую энергию и направить ее по назначению. На самом деле, способ только теперь кажется прост, и легко забыть, что почти два века понадобилось человечеству для понимания этой простоты.

Еще в конце XVIII в. Пристли, первооткрыватель кислорода, сам того не ведая, встал у порога биоэнерге-

тической науки, науки об энергии жизни. В своих экспериментах он показал, что выделяют кислород растения, а потребляют животные. Чуть-чуть позже благодаря Лавуазье становится ясным, что животные поглощают кислород одновременно с «сжиганием» пищи. Теперь-то мы знаем, что выделение кислорода растениями — результат их фотосинтетической деятельности, а поглощение его животными — тканевое дыхание, окисление питательных веществ. А все вместе взятое — энергетический цикл в живой природе. Именно он определил полную зависимость животных от растений: чтобы жить, животные должны переварить массу «зеленой пищи». А образуется эта масса в процессе фотосинтеза, сущность которого заключается в улавливании энергии квантов солнечного света и использовании ее для образования органических веществ из углекислого газа и воды. Тот кислород, который выделяют растения — водного происхождения, он получается при разложении воды под действием света.

За год растения суши и океана манипулируют колоссальными количествами вещества и энергии: они усваивают $1,5 \cdot 10^{11}$ т углекислого газа, разлагают $1,2 \cdot 10^{11}$ т воды, выделяют 10^{11} т кислорода и запасают $6 \cdot 10^{20}$ калорий энергии Солнца в виде химической энергии продуктов фотосинтеза. И без любого из этих продуктов немислима жизнь. Вот почему в долгу живое перед хлорофиллом, своеобразными воротами, через которые энергия Солнца входит в мир живых клеток.

Интерес к исследованиям механизма фотосинтеза всегда огромен. Слишком важное место занимает он в жизни, слишком большие надежды связывают ученые с его пониманием. И что привлекает в механизме фотосинтеза прежде всего? Конечно же, высочайшая эффективность преобразования солнечной энергии, не имеющая никаких аналогов в современной технике. Энергетический кризис... Попробуйте отыскать газету, не содержащую материалов на эту злободневную для нас тему! Тон их пессимистичен, прогнозы вселяют тревогу. Действительно, топливные ресурсы Земли истощаются с возрастающей скоростью. А что же дальше? Укрощенная энергия термоядерных реакций? Отчасти — да. И успехи в этом направлении обязательно будут. А что еще? Не энергия ли Солнца? Ведь как ни странно, мы до сих пор почти не умеем использовать то, что оно щедро дарит нам каждый день и в огромных количествах. Пора исправить это до-

садное упущение. И сейчас нет сомнений в том, что использование принципов функционирования аппарата фотосинтеза, если они будут разгаданы, позволит решить эту проблему. Вот почему главное внимание исследователей фотосинтеза — к механизму преобразования энергии солнечного света. Вот почему в область фотосинтеза внедряются биоэнергетики, специальность которых — изучение механизмов трансформации энергии.

* * *

Многообразен мир фотосинтезирующих организмов. Разнообразны виды растений и водорослей. Причудливы формы жизни бактерий — эволюционных предков растений. Незначителен удельный вес бактерий в фотосинтетической продукции, но интерес к ним велик. И прежде всего благодаря относительной простоте устройства фотосинтезирующего аппарата. Зеленые и пурпурные бактерии (названные так за их окраску) не расщепляют воду, как это делают растения, не выделяют кислород и поэтому лишены целого ряда ферментов, занимающихся этим нелегким делом. Вместе с тем принципы преобразования световой энергии в химическую энергию органических соединений у бактерий, водорослей и растений, по-видимому, существенно не различаются. Все это дает надежду на более полное описание механизма действия фотосинтезирующего аппарата прежде всего у бактерий. Логика поиска: от простого к сложному. Попробуем ограничить себя и рассказать в основном о механизме бактериального фотосинтеза.

Аппарат укрощения

Вы, вероятно, заметили, что логичный, в общем-то, для ученых принцип энергообеспечения, о котором мы уже упоминали, может показаться не совсем логичным для непосвященных. В самом деле, стоило ли монтировать громоздкую систему преобразования энергии солнечного света в энергию химических связей органических соединений? Ведь, как известно, для того чтобы обеспечить себя энергией, живые организмы все равно будут вынуждены расщепить их, извлечь их энергию и направить ее для получения аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) — универсального энергетического донора биохимических

реакций. А нельзя ли использовать солнечные кванты непосредственно, внедрить их энергию прямо в биохимические процессы? Увы, нет! И виной тому, прежде всего, мимолетность жизни кванта солнечного света. Он жив, пока светит Солнце. А жизнь клеток не может останавливаться на заходе Солнца и возрождаться вместе с восходом. Энергия нужна клеткам постоянно. Непостоянную энергию солнечного кванта необходимо стабилизировать. Нужен аппарат укрощения его энергии.

И, конечно, он существует. Все процессы преобразования энергии солнечного света происходят в специализированных мембранных структурах — в хлоропластах у растений и в хроматофорах у бактерий — энергопреобразующих органеллах фотосинтезирующих организмов. А начинаются эти процессы, как мы уже знаем, в молекуле особого пигмента — хлорофилла. В хлоропластах и бактериальных хроматофорах содержатся две фракции хлорофилла, различающиеся по своим свойствам. Больше всего хлорофилла (98% или более от его общего количества) занимается светосбором. Это так называемая хлорофильная молекулярная антенна. Название необычное, но весьма точное. Равномерно распределенный в мембране органелл, хлорофилл молекулярной антенны, как это следует из его названия, настроен на прием квантов солнечного света. Попав в молекулу хлорофилла, кванты «заряжают» некоторые электроны хлорофилла своей энергией, которые мгновенно переходят на новый, более высокий энергетический уровень. Такие «возбужденные» электроны, вполне естественно, стремятся избавиться от избытка энергии и перейти в свое прежнее, более устойчивое энергетическое состояние. И вот здесь-то раскрывается другая функция молекулярной антенны: передача энергии молекулам другой, меньшей фракции хлорофилла — молекулам хлорофильных реакционных центров.

Выделение хлорофильных реакционных центров бактерий в чистом виде, проведенное сравнительно недавно, несомненно, одно из крупных достижений в исследовании структуры и функций фотосинтезирующего аппарата. И достигнут этот успех был благодаря использованию поверхностно-активных веществ — детергентов, способных внедряться в толщу белковофосфолипидных мембран энергопреобразующих органелл и извлекать из них хлорофилл-белковые комплексы. Мембраны отдают в раствор свои компоненты, а дальнейшее выделение чистых

ферментов — дело биохимической технологии. Биохимическими методами отдельно получены и комплексы реакционных центров, и комплексы светособирающей антенны. Появилась возможность подробно изучить состав реакционных центров — того самого святилища, в котором совершаются первичные процессы аккумуляции энергии Солнца.

Оказалось, что в состав реакционных центров входит белок, состоящий из трех частей — субъединиц, четыре молекулы бактериохлорофилла, две молекулы другого пигмента — бактериофеофитина, одна-две молекулы специального переносчика зарядов — убихинона и один атом железа. Такой комплекс и преобразует дальше энергию «возбужденных» электронов.

Примерно 50 молекул антенны передают свою энергию на одну молекулу реакционного центра. В этой молекуле как бы фокусируется энергия, полученная от десятков молекул антенны. И результат такого обилия энергии неизбежен: включается реакция разделения зарядов. Бактериохлорофилл отдает свой богатый энергией электрон через бактериофеофитин на первичный акцептор «возбужденных» электронов, которым, по-видимому, является комплекс железа и убихинона. Так разделяются заряды: бактериохлорофилл теряет электрон — заряжается положительно, а первичный акцептор его получает, он приобретает отрицательный заряд. Трудно представить себе времена, за которые происходит эта реакция — примерно 10^{-10} с.

Но это только начало. Стабилизация энергии еще не произошла. Электрон готов в любое время вернуться в исходное состояние. И, конечно, его энергия была бы потеряна безвозвратно. Так происходит в пробирке с выделенным хлорофиллом, очищенным от других компонентов, которые принимают участие в дальнейшей судьбе «возбужденного» электрона. Хлорофилл в пробирке светится, и его флуоресценция не что иное, как самопроизвольное испускание энергии в той форме, в которой она была получена — в виде света.

И чтобы этого не произошло, действует комплекс окислительно-восстановительных ферментов, которых лишен очищенный хлорофилл. В неповрежденных мембранах фотосинтезирующих органелл реакционные центры упакованы в тесном взаимодействии с комплексом окислительно-восстановительных ферментов — фотосинтетиче-

ской цепью переноса электронов. Это убихинон, цитохромы — белки, содержащие железо, соединенные между собой последовательно, перехватывающие электрон у первичного акцептора и передающие его друг другу. В процессе такой эстафетной передачи богатый энергией электрон также теряет свою энергию, но теперь он это делает постепенно, небольшими порциями, которые, в свою очередь, используются на синтез АТФ. Выжав из электрона избыточную энергию, цитохромы возвращают его на прежнее место в молекулу бактериохлорофилла. Он вновь готов принять очередную порцию энергии.

Очевидно, в этой общей схеме кроется немало различных загадок, но самая важная из них, несомненно, загадка трансформации энергии, которая выделяется при переносе электронов по фотосинтетической цепи, в энергию химических связей АТФ. Именно этот процесс и является основным в деле запасаания и стабилизации солнечной энергии. Природа избрала АТФ на роль своеобразной энергетической валюты, которой оплачивается практически любая функция в живом организме, нуждающаяся в энергии.

Центральное место АТФ в энергетике клетки определяется тем, что именно на использование ее энергии настроены в ходе эволюции биохимические процессы. И в этом проявляется еще одна из многих мудростей живого — образование унифицированной формы энергии, такой ее формы, которая могла бы быть использована в самых разных процессах.

Уникальные свойства АТФ не являются чем-то мистическим. Способность аккумулировать энергию определяется природой ее химических связей, своеобразием их электронных взаимодействий. В этой молекуле связаны воедино пять компонентов: два из них органического происхождения — аденин и сахар, рибоза и три — неорганического, остатки фосфорной кислоты. При синтезе АТФ, так называемом фосфорилировании, к молекуле аденозиндифосфорной кислоты (АДФ), содержащей два остатка фосфорной кислоты, присоединяется третий остаток. Этот остаток невозможно присоединить, не затратив энергии, которая трансформируется в энергию связи между двумя остатками и «заряжает» электроны, образующие эту связь. Гидролиз АТФ, разрыв ее высокоэнергетической связи сопровождается выделением той энергии, которая была затрачена на ее образование. Если

гидролизовать АТФ в пробирке — энергия рассеется в виде тепла. В клетке энергия передается совместно с остатком фосфорной кислоты, который присоединяется к молекуле какого-либо фермента, катализирующего биохимическую реакцию, и активирует ее своей энергией.

Сразу заметим, что и на молекуле АТФ стабилизация энергии солнечного света не закончилась. АТФ можно назвать лишь относительно стабильным соединением. Со временем оно самопроизвольно гидролизуется и теряет свою энергию. Как же решается это противоречие? Энергия АТФ направляется на биосинтез глюкозы. И вот здесь-то энергия электронов, возбужденных солнечным светом, стабилизируется окончательно. Сахар (это мы знаем из повседневной жизни) можно хранить сколько угодно и использовать по мере необходимости. Это и делает живая природа. Постепенно расходуя свои запасы углеводов, она окисляет их и извлекает энергию, заключенную в химических связях.

Энергия глюкозы не могла бы быть реализована полностью без участия митохондрий — энергопреобразующих органелл животных и растений. Митохондрии — своеобразные антиподы хлоропластов. Если последние используют АТФ на синтез стабильных органических веществ, то митохондрии, напротив, используют органические вещества, продукты расщепления белков, жиров и углеводов, чтобы получить АТФ. В противоположность фотосинтетическому фосфорилированию, которое происходит при фотосинтезе, реакция образования АТФ в митохондриях названа окислительным фосфорилированием. В этом определении — сущность процесса, так как синтез АТФ в митохондриях происходит сопряженно с окислением органических питательных веществ дыхательной цепью. Дыхательная цепь, ряд соединенных последовательно окислительно-восстановительных ферментов (цитохромов и других компонентов), захватывает богатые энергией электроны окисляемых веществ, с тем чтобы совсем так, как и в фотосинтетической цепи, постепенно лишить их энергии и направить ее на синтез АТФ. Обедненные энергией электроны соединяются с кислородом в реакции образования воды.

При окислении питательных веществ в митохондрии потребляется кислород, а выделяются углекислый газ и вода, которые используются на фотосинтез глюкозы. Так

замыкается круговорот веществ в живой природе, неразрывно связанный с энергетическим циклом.

Таким образом, решение проблемы преобразования солнечной энергии — это, прежде всего, решение вопроса о том, каким образом энергия богатых энергией электронов трансформируется в энергию химических связей АТФ,— основного вопроса биоэнергетики.

Трансформация... трансформаторов

Когда в 1966 г. Владимир Петрович Скулачев, заведующий отделом биоэнергетики, ныне член-корреспондент АН СССР, рассказывал о ситуации, сложившейся к тому времени в области окислительного и фотосинтетического фосфорилирования, он нарисовал странный на первый взгляд график, но который, как оказалось, превосходно ее иллюстрировал. По одной оси им были отложены годы, а по другой... отношение оптимистов в биоэнергетике к пессимистам. Оптимисты упорно верили в возможность ближайшего решения проблемы, пессимисты — нет. Тогда, в 1966 году, график стремительно мчался вниз, отражая собой крайний пессимизм, охвативший большинство исследователей. Казалось, что надежды повернуть упрямую кривую вверх полностью исчерпаны.

Чрезвычайно популярная среди биохимиков в то время «химическая» гипотеза фосфорилирования, сопряженного с переносом электронов, не могла этого сделать. Более того, она постоянно разочаровывала, не в силах справиться с объяснением экспериментальных фактов. Сторонники «химической» схемы энергетического сопряжения полагали, что энергия, выделяющаяся при переносе электронов, переходит в молекулу АТФ при посредничестве промежуточных высокоэнергетических соединений. Решить проблему, по их мнению, означало найти и охарактеризовать эти соединения.

Шли годы, а соединения, обозначенные на схеме символами неизвестных, оставались неразгаданными. И мыслимое ли дело поймать какого-либо из этих неизвестных прямо на месте «преступления», в момент передачи ими энергии на синтез АТФ, если предварительно постулируется их высокая лабильность? Безнадежное дело! Настоящая охота, которую развернули на «икс» биоэнергетики, окончилась провалом. И хотя поискам сопутствовали

часто очень интересные, важные наблюдения, много сил и времени было потрачено впустую. Неудача, к сожалению, не сломила инертность мысли. По аналогии с прежней схемой к объяснению результатов привлекались новые символы. Когда же возникла опасность, что для обозначения неизвестных высокоэнергетических соединений не хватит букв латинского алфавита, традиционно использовавшихся для их обозначения, наступило всеобщее разочарование. На графике этому моменту соответствовал глубокий минимум.

...А в это время на юго-западе Англии, в маленькой лаборатории, созданной на собственные средства, колдовал над митохондрией Питер Митчелл. Он не мог двинуть в поход за тайной фосфорилирования утонченную современную технику и тщательно изучал данные, полученные с помощью заурядного рН-метра, прибора, настроенного на измерение концентрации ионов водорода. Этот прибор, далеко не чудо измерительной техники, является неизменным атрибутом любой биохимической лаборатории. Состоялось очередное подтверждение старой истины: техника, сколь совершенной она бы ни была, сама по себе в науке бессильна; оригинальность мысли, умение обратить внимание на факты, мимо которых прошли многие, — вот ее истинный двигатель.

К 1966 г. Митчеллом были опубликованы первые свидетельства в пользу своей гипотезы, о которой он впервые заявил еще в 1961 г. Тогда она прошла практически незамеченной. С одной стороны — привычка оперировать знакомыми схемами, с другой — законная осторожность, вызванная необычайной плодovitостью биоэнергетиков того времени на гипотезы энергетического сопряжения.

В 1966 г. на съезде Федерации европейских биохимических обществ состоялось и первое публичное обсуждение предположений Митчелла в кругу ведущих специалистов... и они были отвергнуты. И кто из самых ярых оппонентов Митчелла мог тогда предположить, что всего лишь через 12 лет автор этих, как их называли, «фантастических» предположений будет удостоен Нобелевской премии, выдающегося признания его заслуг! Идеи Митчелла отпугивали своей сложностью и новизной подхода, но, надо признать, и значительно привлекали. И прежде всего многообразнейшими возможностями их проверки.

В соответствии со взглядами Митчелла фотосинтетическая цепь переноса электронов в хлоропластах и хроматофорах или дыхательная цепь в митохондриях особым образом перешнуровывает мембрану этих органелл, петляя от одной ее поверхности к другой. Перенос электронов по цепям ферментов, ориентированных таким способом, сопровождается транспортом положительно заряженных ионов водорода — протонов через мембрану, что неизбежно приводит к возникновению разности электрических потенциалов по две ее стороны. Таким образом, цепи переноса электронов в мембранах работают как генераторы электрического тока. Более того, по Митчеллу, каждый отдельный олигоферментный комплекс, входящий в состав электронтранспортной цепи, — генератор электрического тока.

Нетрудно заметить, что этот процесс не мог бы реализоваться вне мембраны. Мембрана у Митчелла одно из главных действующих лиц в процессе сопряжения. Очевидно, что она должна выполнять функцию изолятора; разделяющего две группы зарядов: отрицательных, с одной стороны, и положительных — с другой. Для того чтобы удержать возникший мембранный потенциал, необходимо ее высокое электрическое сопротивление. Совсем как в конденсаторе, где малейшее нарушение изоляции приводит к пробое, к разряду электрического тока. Любопытно, но до Митчелла роль мембраны в энергетическом сопряжении практически не учитывалась. То, что эти процессы протекают в мембране, воспринималось скорее как случайность, а не неизбежность. С другой стороны, не придавалось большого значения и высокой упорядоченности мембран, трансформирующих энергию, тому порядку, с которым уложены в мембране молекулы ферментов и фосфолипидов.

Указания на то, что комплексы ферментов, преобразующих энергию, располагаются в мембране не беспорядочно, были получены и раньше. К примеру, было ясно, что молекулы хлорофилла в хлоропластах расположены в особых упорядоченных структурах, гранах, которые соединяются между собой и образуют своеобразные стопки, наподобие пластинок в электрической батарее. В этом исследователи видели, и вполне справедливо, одну из причин высокой эффективности фотосинтеза, закономерного и последовательного характера его процессов.

Необходимость упорядоченной структуры сопрягающих мембран — тех, в которых локализованы трансформаторы энергии, становится еще более очевидной с точки зрения Митчелла. Образование мембранного потенциала оказалось бы невозможным без особой организации ферментов цепей переноса электронов внутри мембраны, которая бы обеспечила векторный транспорт электрических зарядов через мембрану. И как следствие этого — асимметричность мембраны, ее анизотропия. Отсюда становится ясным, почему отдельные составные компоненты полиферментных комплексов, к каким относятся и цепи переноса электронов, должны располагаться на одной поверхности мембраны, а другие — на другой. Очевидно, что только в этом случае произойдет разделение зарядов в масштабе мембраны при протекании окислительно-восстановительной реакции между двумя отдельными ферментами.

Образование разности электрических потенциалов на мембране и определяет, по Митчеллу, все последующие события: синтез АТФ, транспорт ионов и многое, многое другое. Особенно легко решаются теперь проблемы транспорта веществ через мембрану, долгое время не поддававшиеся разрешению. Действительно, если есть электрическое поле на мембране, значит, есть и сила, способная привести в движение заряженные вещества — ионы. По принципу обычного электрофореза положительно заряженные ионы пойдут в область, заряженную отрицательно, а отрицательные — в противоположном направлении.

Помимо трансмембранной разности электрических потенциалов, которая является следствием разделения электрических зарядов, при работе цепей переноса электронов, таким образом, должен возникать также и градиент ионов водорода, транспортируемых через мембрану. Ну, а если есть градиент ионов водорода, значит, имеется возможность переправить через мембрану и нейтральные молекулы, способные использовать энергию этого градиента.

А как же с АТФ? Каким образом можно решить проблему ее синтеза, если мембранный потенциал действительно существует? Митчелл считает, что именно энергия электрического потенциала является движущей силой ее синтеза. Достигнув определенной величины при работе цепей переноса электронов, электричество включает

работу АТФсинтетазы, фермента, встроенного в ту же мембрану и настроенного на синтез АТФ из АДФ (аденозиндифосфорной кислоты) и неорганического фосфата.

Так становится очевидным, что постулируется существование промежуточного этапа преобразования энергии солнечного света или питательных веществ: энергия, каково бы ни было ее происхождение, сначала обязательно превращается в электрическую, а затем трансформируется в химическую, в энергию АТФ.

Нетрудно заметить, что неуловимый высокоэнергетический интермедиат электронтранспортного фосфорилирования, предмет давнего вожделения сторонников «химической» схемы, приобретает зримые очертания. Это не что иное, как то самое электричество, которое уже давно используется человеком в качестве посредника при любых превращениях энергии. И кто бы мог подумать, что в живой клетке унифицированная форма энергии тоже электрическая?

А почему бы и нет? Электрическая энергия, это мы хорошо знаем, обладает массой различных достоинств. Ее легко, при наличии, конечно, соответствующих трансформаторов, можно превратить в другие виды энергии — в тепловую, световую, химическую. Ее просто передавать на далекие расстояния. И почему бы клетке не воспользоваться этими достоинствами?

И она, как это ясно теперь, не упустила эти возможности. Мимо достоинств электричества не прошел и Митчелл при обдумывании своей, как он назвал, «хемиосмотической» гипотезы энергетического сопряжения. За прошедшие годы гипотеза трансформировалась в теорию. Столь же существенную трансформацию претерпели за эти годы и наши представления о трансформаторах энергии в живой клетке. И вот как это произошло...

В поисках мембранного электричества

Даже при поверхностном знакомстве с идеями Митчелла ясными становятся шаги, которые можно было бы предпринять для их проверки. И, разумеется, прежде всего необходимо ответить, действительно ли энергия, выделяющаяся при переносе электронов, преобразуется в электрическую. Это не только центральный постулат Митчелла — доказательство существования электрического потенциала на мембранах энергопреобразующих ор-

ганелл перевернуло бы наши представления о путях трансформации солнечной энергии и энергии питательных веществ в живых клетках, сдвинуло бы с мертвой точки решение проблемы о движущей силе ионов и продуктов обмена веществ через мембрану, что само по себе имеет немаловажное значение.

Но как это сделать? Обнаружение разности электрических потенциалов на биологических мембранах не является тривиальным делом. Немало трудностей преодолели исследователи, чтобы научиться измерять электрические сигналы при проведении возбуждения по нервному волокну с помощью микроэлектродов. Используя опыт такого рода измерений, микроэлектродную технику применили американские исследователи Тапер и Тедески для определения мембранного потенциала митохондрий — и потерпели неудачу. Потенциал, зарегистрированный ими, оказался равным лишь 20 мВ и был ориентирован в направлении, противоположном тому, которое предсказывал Митчелл. Приверженцы «химической» схемы торжествовали: гипотеза не оправдывалась в самом главном пункте. И, как ни парадоксально, с некоторым чувством удовлетворения восприняли эти результаты и сторонники английского ученого. Они предсказывали неудачу прямого микроэлектродного метода.

В самом деле, митохондрия — крошечное образование, ее диаметр редко превышает 3 мк. Не так-то просто ввести в митохондрию электрод, чей диаметр лишь в несколько раз меньше ее собственного. А если к тому же мембрана обладает свойствами, которыми ее наделил Митчелл, то введение электрода нанесло бы ей тяжелую травму: нарушение ее изоляционного слоя и как следствие утечка электрического заряда. Вот почему неудача микроэлектродного метода была воспринята скорее как подтверждение, а не как опровержение хемиосмотической гипотезы.

Большого успеха достигли исследователи на биологическом факультете МГУ под руководством Ф. Ф. Литвина и Г. А. Куреллы. В качестве объекта для микроэлектродного измерения мембранного потенциала ими были использованы относительно крупные хлоропласты, выделенные из специальных видов растений и обладающие диаметром до 25 мк. Введение электрода в такой хлоропласт оказалось менее «болезненным» для него, и он был способен проявлять исходные свойства. Так, было пока-

зано, что при освещении хлоропластов происходит быстрое образование разности электрических потенциалов на мембране. Одновременно стало очевидным, что возможности использования микроэлектродов в опытах с хроматофорами бактерий практически сводятся к нулю: средний диаметр хроматофоров равен 400—600 Å — в десять раз меньше митохондриального.

В связи с непригодностью микроэлектродного метода пришлось сосредоточить усилия на исследовании процессов, хотя бы косвенно указывавших на образование мембранного потенциала. Это вполне возможно, если научиться следить за перемещением заряженных частиц в среде, где работают органеллы, выделенные из клетки. Логика ясна: если внутрь частиц пойдут положительно заряженные ионы, значит, внутри — минус, если отрицательные — плюс. И наоборот.

Именно такие эксперименты, поставленные Митчеллом, и дали первые свидетельства образования мембранного потенциала в митохондриях. Лабораторный рН-метр помог ему зарегистрировать появление в среде ионов водорода при работе дыхательной цепи.

Более корректный метод был разработан в нашей стране под руководством Е. А. Либермана и В. П. Скулачева. Электрическая схема митохондрий, хлоропластов и хроматофоров исследовалась с помощью синтетических ионов, различающихся по своей природе и знаку заряда, но сходных в одном: все они легко проникали через фосфолипидные мембраны. Это весьма важное свойство, которое позволяло им быть чуткими индикаторами изменений электрического поля на мембране.

В опытах с синтетическими ионами были получены изящные подтверждения основных положений гипотезы. При добавлении в среду инкубации митохондрий питательных веществ отрицательно заряженные ионы тотчас же выходили из частиц, что могло быть объяснено только давлением на них электрического поля со знаком «минус» на внутренней стороне мембраны. В хроматофорах ориентация потенциала оказалась обратной. При их освещении «минусы» входили в частицы, притягиваясь к внутреннему «плюсу».

Так казавшееся вначале фантастическим предположение Митчелла обретало реальные очертания: перенос электронов по цепям окислительно-восстановительных ферментов действительно сопровождался генерацией

электрического тока в мембране. Энергопреобразующие органеллы, которые прежде называли электростанциями живой клетки лишь ради красного словца, желая подчеркнуть их исключительную роль в процессах энергообеспечения, ими оказались и на деле.

Как сказал однажды В. П. Скулачев, результат работы был приятен еще и потому, что затевалась она с целью опровергнуть идеи Митчелла, а не подтвердить. Ведь обилие гипотез, в одинаковой степени интересных, имеет и отрицательную сторону: отвлекает внимание и рассеивает силы. Путь к истине может стать короче, если решительно отвергнуть идеи, на первый взгляд привлекательные, но не выдерживающие многосторонней проверки. Так будет отточено острие поиска.

Гипотеза Митчелла крайне заманчива для опровержения — стоит только показать, что мембранного потенциала не существует, и ее изящное здание рухнет, как картонный домик. Но этого не случилось и не могло случиться. На этот раз ученые решились опровергнуть реально существующее явление, а в результате доказали его. Так и должно быть, если позиция экспериментатора объективна и беспристрастна.

И все же, несмотря на довольно убедительные свидетельства существования на мембранах, преобразующих энергию, разности электрических потенциалов, недоверие к хемиосмотической гипотезе оставалось. Опыты с ионами носили косвенный характер, а в силу чрезвычайной важности проблемы требовались прямые доказательства. И они были получены...

Проблемы и протеолипосомы

Мы уже почти привыкли к тому, что решение фундаментальных загадок природы не проходит без ломки многих привычных представлений, которые складывались десятилетиями. Так было в физике и химии, так на наших глазах происходит в биологии. К фундаментальным относится и тайна энергетического сопряжения, и гипотеза Митчелла — не исключение, а яркое подтверждение этого правила.

И еще одно заключение, которое ставит хемиосмотическую гипотезу в ряд с наиболее выдающимися, — ценность ее следствий. Как из любой плодотворной гипотезы, из гипотезы Митчелла вытекают следствия, имеющие

не менее важное значение, чем ее основные постулаты. Следствия, способные к самостоятельной жизни.

К ним относится и предположение о существовании белковых генераторов электричества. Нетрудно видеть, что мысль об этом скрывается в главном митчелловом постулате — о мембранном потенциале. В самом деле, образование мембранного потенциала, если таковой существует, невозможно без участия белков ферментов, катализирующих перенос зарядов через мембрану, а значит, в живых клетках должны существовать белковые электростанции. Задача — найти их и доказать их функцию. И это много больше, чем простое подтверждение одного из предположений Митчелла, — это открытие особого класса белков, специальность которых — трансформировать химическую или световую энергию в электрическую форму. Игра стоит свеч!

Итак, определив цель исследований, неплохо бы определить и их предмет, представить, каковы же претенденты на эту роль? Ну, это уже не столь сложно. По-видимому, прежде всего, белковыми электростанциями должны быть любые из полиферментных комплексов, входящих в состав цепей переноса электронов и способных работать в автономном режиме. Цепь переноса электронов — не что иное, как электрическая батарея, элементы которой — отдельные полиферментные комплексы. А если так, то любой из элементов может быть отделен от других без потери электрогенных свойств. Да, но при этом нельзя забывать, что электрический потенциал, который образуют электронпереносящие цепи, — **трансмембранный**, а поэтому электрогенные свойства ферментов не могут реализоваться вне мембраны. Игнорирование мембран в энергетическом сопряжении, по-видимому, и было причиной неудачных попыток продемонстрировать синтез АТФ при работе изолированных ферментов дыхательной цепи митохондрий в растворе.

Стало очевидным: изолированный и очищенный от других компонентов мембранный белок необходимо вновь включить в мембрану. А далее все просто: если фермент — «один в поле воин», то включение реакции, которую он катализирует, приведет к генерации электрического потенциала. Да, но как это сделать? Ведь, по существу, придется каким-то образом повторить путь, пройденный природой, и собрать действующую мембрану из составляющих ее компонентов. Не будет ли этот путь

слишком длинным? И можно ли избежать неминуемых на таком пути подводных камней? Как оказалось впоследствии, эти трудности преодолеть можно.

...Принцип метода, разработанного в лаборатории Э. Рэкера в США, прост и остроумен. Он позволил реконструировать исходную функцию изолированных ферментов дыхательной цепи митохондрий при их включении в искусственную мембранную систему. Для этого вначале из мембран митохондрий извлекался фермент, катализирующий какую-либо одну реакцию. Затем выделялись фосфолипиды, составляющие каркас мембраны, которые разбивались на мельчайшие частицы с помощью ультразвука и детергента. Полученные растворы фосфолипидов и фермента смешивали, а смесь помещали в мешочек из целлофана. Поры в целлофане были настолько малы, что не пропускали ни молекул фосфолипидов, ни молекул фермента. Если такой мешочек поместить в сосуд с раствором, то в окружающий раствор уйдут только молекулы детергента, а фосфолипиды и белки останутся.

И вот оказалось, что при медленном удалении детергента фосфолипиды и белки самопроизвольно соединяются друг с другом, образуя миниатюрные мембранные пузырьки — протеолипосомы, способные катализировать соответствующие биохимические реакции. Добавив к раствору фосфолипидов фермент, замыкающий дыхательную цепь, — цитохромоксидазу и АТФсинтетазу из тех же митохондрий, в лаборатории Рэкера получили протеолипосомы, мембраны которых содержали и цитохромоксидазу и АТФсинтетазу. Такие протеолипосомы синтезировали АТФ при работе цитохромоксидазы.

Максимальное упрощение аппарата сопряжения, которое было достигнуто в этом опыте, позволило получить информацию о его работе, недоступную в случае целой, или, как говорят биохимики, интактной, митохондрии. Все бы хорошо, но о мембранном потенциале вновь получены лишь косвенные данные.

Используя метод проникающих ионов, образование мембранного потенциала в таких протеолипосомах зарегистрировали в лаборатории В. П. Скулачева. Это был серьезный шаг вперед, который дал надежду на использование протеолипосом при изучении белковых преобразователей энергии. Итак, модель найдена, и довольно удачная, но метод измерения потенциала по-прежнему неудовлетворителен. На повестке дня — старая, нерешен-

ная проблема, проблема прямых вольтметрических измерений мембранного электричества, так как только они могут дать неопровержимые доказательства причастности белков к «электрическому делу».

И, кажется, ясна основополагающая идея такого рода измерений: создание мембранной системы, которая включала бы в себя белковые комплексы и к которой можно было бы подобраться с помощью макроэлектродов. Неудачи с микроэлектродами слишком памятливы. Белки необходимо включить в плоскую фосфолипидную мембрану. Электрические характеристики такой мембраны можно измерить макроэлектродами, расположенными по разные ее стороны.

Ну что же? Техника создания искусственных фосфолипидных мембран на небольших отверстиях в тефлоновых пластинках уже отработана. Плоская мембранка закрывает отверстие всякий раз, когда к нему подносят каплю фосфолипидов, растворенных в органике. Если тефлоновая пластинка с такой мембраной разделяет сосуд с электролитом на два отсека и в эти отсеки опускается по электроду, то готова система, с помощью которой можно исследовать электрические свойства искусственной мембраны. Проблема заключается в том, чтобы инкрустировать мембрану белком и при этом сохранить его исходные свойства.

И вот здесь скрывался корень зла. Несмотря на общую ясность подхода, решение ускользало. Белки не желали работать в такой системе. Более 20 лет пытался встроить белки в плоскую мембрану мексиканский ученый Монтал, многие годы безуспешно проработал в том же направлении американский исследователь Тиен. Неудачи следовали за неудачами. Чувствовалось, что упускается что-то крайне важное, что-то, без чего решение невозможно. Чувствовалось, не хватает оригинальной свежей идеи.

Белковые генераторы электричества

...Надежда на успех пришла неожиданно. В 1973 г. все с интересом слушали об удивительном открытии американца В. Стокениуса, с которым В. П. Скулачев познакомился в США на одной из конференций по биоэнергетике. В. Стокениус описал необычный белок из мембран фиолетовых бактерий, обитающих в просоленных, уют-

ных озерах Калифорнийских пустынь. Названный бактериородопсином, этот белок был очень красив. Почти пурпурный, он определял окраску не только бактерий, но и озер, давших им приют. Он относительно прост по строению и тем не менее загадочен, поскольку ретиналь, входящий в его состав, придает ему сходство со зрительным пигментом наших глаз — родопсином, ответственным за восприятие световых сигналов.

Этот белок — находка, тем более странная, поскольку система, необходимая для дальнейшего преобразования солнечной энергии у фиолетовых бактерий, начисто отсутствует. Это тем более странно, поскольку энергетика этих бактерий вполне обеспечена за счет дыхания. Что за бессмыслица — поглощать свет и не уметь его использовать? А ведь в природе, кажется, все целесообразно.

А что, если этот белок необходим в каких-либо экстремальных условиях, например, в условиях кислородного голодания? Ведь в этом случае энергия солнечного света оказалась бы весьма кстати. Эта мысль и побудила Стокениуса заняться бактериородопсином со всей серьезностью.

Первая важная информация о функции бактериородопсина была получена с помощью все того же лабораторного рН-метра, так прекрасно зарекомендовавшего себя. На глазах у Стокениуса рН-метр зарегистрировал таинственные колебания концентрации ионов водорода в среде инкубации фиолетовых бактерий: при освещении клеток количество ионов водорода в среде увеличивалось, а в темноте уменьшалось. Увеличение концентрации ионов водорода в среде могло произойти лишь в результате фотохимической активности бактериородопсина, переносящего протоны через мембрану под действием света. А раз так, то бактериородопсин — не что иное, как еще один трансформатор солнечной энергии.

С этих позиций становится понятным смысл корреляции биосинтеза этого белка у бактерий с периодом их интенсивного накопления. Рост биомассы и как следствие быстрое истощение кислорода в среде обитания включает биосинтетические реакции, конечный продукт которых — бактериородопсин. Энергетика бактериальных клеток перестраивается: они становятся фотосинтезирующими и вместо химической энергии питательных веществ начинают использовать солнечную энергию.

Участие бактериородопсина в энергетическом сопряжении изящно продемонстрировали Рэкер и Стокениус. В одних протеолипосомах они объединили, кажется, несовместимое: бактериородопсин бактерий, АТФсинтетазу митохондрий и фосфолипиды растений. И тем не менее образовался дружный ансамбль, способный синтезировать АТФ при включении света. С точки зрения сторонников «химического сопряжения», комбинация немыслимая, но вполне возможная с точки зрения сторонников хемиосмотических представлений, согласно которым синтез АТФ запускается электричеством, каково бы ни было его происхождение. Это и подтвердилось в эксперименте. Так что же: бактериородопсин — еще один белковый генератор электрического тока?

Да! И это утверждение было сделано в лаборатории В. П. Скулачева. Через мембраны протеолипосом, содержащих в качестве белкового компонента бактериородопсин, при включении света транспортировались синтетические ионы, что указывало на образование разности электрических потенциалов. Решающий же аргумент был получен тогда, когда бактериородопсиновые протеолипосомы удалось присоединить к плоской фосфолипидной мембране, разделяющей два отсека с погруженными в них макроэлектродами.

Решение проблемы прямых вольтметрических измерений мембранного электричества оказалось неожиданно простым: плоская мембрана инкрустировалась белком протеолипосом, которые связывались с ней с помощью кальция или других катионов. Включение света — и перо самописца, соединенного с вольтметром, рисует кривую генерации разности электрических потенциалов на плоской мембране. Очередной щелчок выключателя — и потенциал, рассеиваясь, исчезает. Сомнений нет, бактериородопсин работает как генератор электрического тока.

Высокая стабильность бактериородопсина (он не теряет своей активности при нагревании до 100° и хранится в холодильнике месяцами — вот уж действительно «не боится ни жары и ни холода») давала надежду на его прямое встраивание в плоскую фосфолипидную мембрану без помощи протеолипосом. С ним можно манипулировать как угодно долго. И еще одно удобство работы с этим замечательным белком — свет в качестве источника энергии.

В самом деле, плоская искусственная мембрана — создание нежное и боится малейших колебаний окружающей среды. Добавление в среду веществ превращается в целую проблему. Мембрана безжалостно рвется, зачеркивая тем самым усилия многих часов работы. Свет — совсем другое дело. С ним можно экспериментировать без особого риска.

Совокупность всех этих достоинств и позволила Л. А. Драчеву и его сотрудникам в лаборатории В. П. Скулачева в относительно короткое время подобрать условия, при которых бактериородопсин непосредственно встраивался в плоскую мембрану и работал как светозависимый генератор электрического тока.

Используя опыт работы с бактериородопсином, нам удалось разработать универсальный метод прямого измерения электрической активности индивидуальных ферментов, участвующих в трансформации энергии. Схема любого из таких экспериментов воспроизводит всю эволюцию поиска метода и включает в себя выделение и очистку мембранных белков, которые подозреваются в «электрическом деле», создание протеолипосом для реконструкции их свойств и встраивание последних в искусственную фосфолипидную мембрану.

Так удалось показать, что кроме бактериородопсина молекулярными генераторами электричества являются цитохромоксидаза и трансгидрогеназа митохондрий. Генератором оказалась и АТФсинтетаза, если ее заставить работать в обратном режиме, не на синтез, а на гидролиз АТФ. Разлагая АТФ, АТФсинтетаза меняет направление трансформации энергии и преобразует химическую энергию АТФ в электрическую форму. Вместе с изменением направления реакции фермент меняет и свое название: теперь он становится АТФазой.

Необходимо отметить, что открытие функции бактериородопсина ознаменовало собой крушение одной, казалось бы, наиболее незыблемой догмы биологии. Догмы, в которой утверждалось уникальное место хлорофилла в процессах фотосинтеза. Теперь ясно, хлорофилл может быть заменен другим пигментом, способным трансформировать солнечную энергию в электрическую.

Доказательство того, что при фотосинтезе солнечный свет используется в первую очередь для образования разности электрических потенциалов на мембранах фотосинтетиков, было получено нами в опытах с реакцион-

ными центрами из хроматофоров фотосинтезирующих бактерий, которые, как вы помните, сопрягают процессы поглощения света и миграции энергии электронного возбуждения с переносом электронов по цепи окислительно-восстановительных ферментов.

Основываясь на опыте реконструкции митохондриальных систем, генерирующих мембранный потенциал, мы разработали метод сборки протеолипосом, содержащих изолированные комплексы реакционных центров. Такие протеолипосомы оказались красивыми не только внешне, по цвету напоминавшими расплавленный топаз. Красивыми оказались и их электрические ответы. Образование электрического потенциала мы регистрировали прямым методом, с помощью плоской мембраны, с которой протеолипосомы легко взаимодействовали в присутствии катионов. Мембранный потенциал возникал всякий раз, когда на плоскую мембрану, инкрустированную протеолипосомами, направлялся луч света.

Сомнений не было: комплексы хлорофильных реакционных центров — молекулярные генераторы электрического тока.

Величина потенциала резко возростала, когда к протеолипосомам добавляли некоторое количество убихинона, который входит в комплекс первичного акцептора возбужденных светом электронов, и уменьшалась при добавлении ядов, выводящих из строя переносчики электронов или нарушающих изолирующие свойства мембраны. Система «протеолипосомы — плоская мембрана» оказалась отличной моделью для исследования интимных механизмов трансформации энергии. Максимальные электрические эффекты достигались в присутствии убихинона и одного из компонентов фотосинтетической цепи переноса электронов — цитохрома C_2 , что свидетельствовало о полной реконструкции аппарата генерации мембранного потенциала в такой системе.

Удовлетворение было бы полным, если бы стали понятны причины странной ориентации электрического поля на мембране протеолипосом: она оказалась противоположной той, которая была отмечена ранее на мембране интактных хроматофоров. Внутренняя сторона мембраны протеолипосом заряжалась отрицательно, и это означало, что протоны, заряжающие мембрану, выделяются в окружающий раствор, а не во внутренний объем.

Закономерный вопрос: не потеряли ли мы при очистке препарата реакционных центров какой-то фактор, ответственный за их ориентацию в мембране? Метод реконструкции позволил ответить и на это. Вместо упрощения конструкции бактериального «электрогенератора», к которому мы стремились вначале, желая найти элементарную единицу, способную к генерации фототока, мы приступили к его постепенному усложнению. Для этого к комплексам реакционных центров при реконструкции протеолипосом мы добавляли возрастающие количества комплексов молекулярной антенны, выделенных из хроматофоров. Тех самых, которые собирают кванты солнечного света и поставляют их реакционным центрам. Это было удивительное зрелище, когда при определенном соотношении количества реакционных центров и антенны электрический ответ протеолипосом перевернулся и стал по своему направлению идентичным хроматофорному. Это было тем более удивительно, поскольку сами комплексы молекулярной антенны, реконструированные отдельно от реакционных центров, не обладали никакой фотоэлектрической активностью. Они только поглощали свет, но были неспособны его использовать.

Так стало очевидным, что ориентация электрического поля на мембране зависит от ориентации комплексов реакционных центров в ее толще. В свою очередь, реакционные центры ориентируются в мембране в зависимости от уровня структурной организации пигмент-белковых комплексов, которые используются при реконструкции. Такую организацию могут обеспечить лишь комплексы центров и антенны, взятые вместе и в определенной пропорции. Комплексы молекулярной антенны — вот тот таинственный фактор, который ориентирует реакционные центры при образовании мембран и заставляет работать их согласованно в одном направлении, что, без сомнения, обязательно для генерации потенциала. Очевидно, что совмещение столь важных функций в одном белковом комплексе антенны имеет особый смысл: один комплекс ответствен и за восприятие солнечной энергии и за ее эффективное использование.

Как показали последующие эксперименты, белковые генераторами электрического тока являются и компоненты системы преобразования энергии «возбужденных» электронов в хлоропластах растений. Протеолипосомы, напигованные зеленым хлорофиллом, выделенным из

протертых листьев гороха М. Ильиной, при освещении давали фототок точно так же, как это происходило и в случае использования бактериального хлорофилла. Теперь совершенно ясно: весь смысл первичных преобразований солнечной энергии заключается в генерации электрического потенциала, энергия которого и используется впоследствии клеткой для решения своих энергетических проблем.

Заключение, которое может оказаться прологом

Итак, «ненаучная фантастика» о существовании молекулярных белковых генераторов электрического тока в живых клетках стала научной реальностью. Однако утверждение основных принципов хемиосмотической теории энергетического сопряжения не сняло с повестки дня вопрос о выяснении молекулярных механизмов трансформации энергии. Этот вопрос стал еще более актуальным, так как наметились реальные перспективы для его решения.

С новых позиций ведется сейчас конкретизация механизмов действия каждого отдельного преобразователя энергии. По словам В. П. Скулачева, именно в этом заключается в настоящее время задача биоэнергетической науки. Задача непростая. И, учитывая это, будущее, по видимому, будет принадлежать исследователям, объединенным вместе для решения общей проблемы. Примеры такого плодотворного сотрудничества уже есть. В рамках организованного под руководством академика Ю. А. Овчинникова проекта «Родопсин» успешно выясняются детали устройства мощного генератора электрического тока, каким является бактериородопсин.

Важнейший прикладной аспект проблемы — применение полученных знаний для создания новых видов фотоэлектрических и топливных элементов, способных трансформировать энергию с высокой эффективностью. Недавние исследования, проведенные под руководством В. П. Скулачева в группе Л. А. Драчева, продемонстрировали возможности создания электрических элементов на основе белковых генераторов электрического тока. Было показано, что прекрасным генератором электричества является мембранный фильтр, пропитанный фосфолипидами и инкрустированный бактериородопсиновыми протеолипосомами или протеолипосомами, содержащими

хлорофильные реакционные центры. Стабильность такой системы неизмеримо выше по сравнению с плоской мембраной, а надежность почти стопроцентная. В такой системе работают и другие трансформаторы энергии. Нет сомнений, что фильтры с белками-генераторами, включенные последовательно, могут составить прекрасную электрическую батарею. И это быстро поняли в самых различных лабораториях мира, если судить по количеству публикаций, в которых были воспроизведены полученные у нас результаты.

Исследования в области «модельной биоэнергетики» развернулись сейчас необычайно широко. Используя методы и идеи, предложенные в лаборатории В. П. Скулачева, бактериородопсиновую батарею собрал в Калифорнийском университете Л. Пэкер. Электрическая лампочка, подключенная к такой батарее, горела 90 минут при однократном использовании системы. Батарея сохраняла свои свойства в течение шести месяцев. Прогнозы на создание «белковых электростанций», преобразующих солнечную энергию, довольно оптимистичны. Здесь есть над чем подумать не только биоэнергетикам, но и инженерам.

Вот почему наше заключение нам хочется назвать прологом...

ЛИТЕРАТУРА

Mitchell P. Keilin's respiratory chain concept and its chemiosmotic consequences Science, 206, N 4423, 1148, 1979.

Рэкер Э. Биоэнергетические механизмы: новые взгляды. М., Мир, 1979.

Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. М., Наука, 1972.



Возвращение зрения и слуха — проблема физиологии

В. Б. Полянский,
кандидат биологических наук

Как бы ни развивалась любая отрасль науки, какие бы успехи ни были достигнуты в разработке фундаментальных основ той или иной дисциплины, в конечном счете всегда стоит вопрос: насколько наши научные достижения могут практически помочь обществу — в области ли промышленности, сельского хозяйства, медицины, педагогики и т. д.

Один из комплексов исследований, который может быть использован на практике, наметился в последнее десятилетие благодаря достижениям в специальных разделах физиологии, медицины, электроники, вычислительной техники и других наук. Речь идет о восстановлении утраченных сенсорных функций (при потерях или болезнях органов чувств).

В данной статье мы прежде всего будем говорить об исследовании в области восстановления зрения и в меньшей степени о том, что известно в области восстановления слуховых функций (такая пропорция соответствует количеству и значимости работ, выполненных на этих двух анализаторах).

До недавнего времени решение вопроса о возвращении частичного зрения полностью слепым людям казалось нереальным, фантастическим. Как известно, зрительный анализатор, воспринимающий и перерабатывающий зрительную информацию, состоит из периферического органа зрения (глаза), проводящих путей (нервов), подкорковых зрительных центров (латерального коленчатого тела и передних бугров четверохолмия) и высших корковых центров, где происходит окончательный анализ световых сигналов и построение в мозге зрительного образа предмета. Человеческий глаз — изумительный орган, который создала природа. Его нейрофизиологическое устройство и функции настолько сложны, что глаз удостоился названия «Мозг, вынесенный на периферию». На самом деле, и оптический механизм глаза, осуществляющий «наводку на резкость», и механизм аккомодации, позволяющий попадать в глаз оптимальному на данный период количеству света, и механизм движения глаза, обеспечивающий слежение за объектом и фиксацию взора на наиболее важных частях объекта, — все это исключительно сложные адаптивные системы, управляемые с помощью вышележащих областей мозга. Но, пожалуй, наиболее сложная система — это многослойная сетчатка, в рецепторах которой в ответ на свет происходит формирование электрического потенциала и дальнейшая обработка зрительной информации многочисленными клетками — биполярами, горизонтальными, амакриновыми и, наконец, ганглиозными клетками сетчатки. Ганглиозные клетки концентрируют все переработанные сведения об объекте, о его светлых и темных частях, о цвете, об интенсивности и других его качествах.

Следует заметить, что каждая клетка накапливает сведения только о событиях, происходящих в ограниченном участке сетчатки площадью всего в несколько квадратных миллиметров и даже меньше. В сущности, вся информация о предмете передается по волокнам ганглиозных клеток в виде последовательности электрохимических импульсов — спайков. Эти волокна и образуют зрительные нервы. От каждого глаза в зрительном нерве идет в мозг около 300 тыс. волоконцев. Эти волоконца несут огромный объем информации, который перерабатывается затем в упоминавшихся уже подкорковых и корковых центрах зрения.

Краткий экскурс в физиологию зрительного анализатора потребовался для того, чтобы показать (хотя бы приблизительно), какие нейрофизиологические механизмы выпадают с потерей зрения. Потеря зрения — поистине невосполнимая потеря для человека. По мнению ученых, около 70—80% всей информации у человека связано со зрительным анализатором. Слепоту могут вызвать различные травмы: глаукома, диабет, отслойка сетчатки, наследственные дефекты и другие болезни.

По неполным данным Всемирной организации здравоохранения, в мире насчитывается около 15 млн. полностью слепых, в том числе 650 тыс. слепых детей. В СССР около 150 тыс. полностью слепых и в 3 раза больше людей с частичной потерей зрения.

В мире много делается для облегчения участи слепых. Особенно большая работа проводится в СССР. В каждой республике слепые объединены в общества, им предоставлены хорошие жилищные условия, работа на специальных предприятиях. Государство выделяет значительную дотацию на социальное и медицинское обслуживание слепых (аналогичную помощь оказывают общества глухих).

Уже давно медики и физиологи предпринимали попытки компенсировать потерю зрения за счет работы других анализаторов, например, слухового, тактильного.

Еще в XIX в. русский физик Цандер стремился создать устройство, в основу которого был положен феномен чувствительности кожи к свету. Однако этот прибор так и не был создан.

Впоследствии было предпринято множество других попыток к построению протезов для полностью слепых. Сюда можно отнести, например, созданный в России электроофтальм — циклоп Ноишевского (1889 г.). Гораздо позже, начиная с 40-х годов нашего века, конструируются локаторы, основанные на разных принципах. Здесь и локаторы, «ощупывающие» пространство с помощью ультразвука и посылающие перекодированные звуковые сигналы о препятствиях в ухо, и локаторы, основанные на принципе использования инфракрасных и ультрафиолетовых лучей, а также лучей лазера для оценки пространства. Данные о внешнем мире и в этих приборах переводятся в звуковые сигналы.

В настоящее время продолжается работа над такими устройствами. Так, например, в Варшаве идет подготовка

к производству электронного прибора «электроофтальм», изобретенного В. Старкевичем. Прибор состоит из светочувствительного, усиливающего и передающего узла. Первый узел содержит 300 фотодетекторов и находится на шлеме, надетом на голову слепого. Фотодетекторы превращают падающий свет в электрические сигналы, которые усиливаются и приводят в действие 300 электро-механических вибраторов, прикасающихся к коже лба. В движение приходят только те вибраторы, на фотодетекторы которых падает свет. В результате на коже лба создается осязательное «изображение», для правильного восприятия которого требуются недели упорной тренировки.

Подобный прибор, только с подачей вибротактильного раздражения на кожу живота, создан доктором К. Коллинсом в США. По данным американских исследователей, слепой может воспринимать передаваемое изображение, может различать буквы.

В США специально для чтения слепыми создан прибор «оптакон». Его главная составная часть — светочувствительная антенна из 144 элементов, используемая для считывания печатного текста. Каждый из светочувствительных элементов соединен с металлическим штифтиком, штифты эти вибрируют в зависимости от количества света и передают информацию на кожу пальцев.

Следует заметить, что у всех перечисленных выше устройств для слепых есть один недостаток — они адресуются не к зрительному, а к слуховому или тактильному анализаторам. В качестве информационного канала у слепых орган слуха чрезвычайно перегружен, кроме того, слепому нужно все время переводить условные акустические сигналы в понятный ему язык — и слепой быстро устает. Кожный анализатор, в свою очередь, имеет сравнительно низкую разрешающую способность (во времени и в пространстве) и, кроме того, быстро адаптируется; работает в целом медленно. Поэтому перечисленные выше аудиотактильные устройства у слепых существенно не привились.

По-прежнему основным орудием ориентировки у слепых служит трость. «Читают» слепые по методу Брайля путем ощупывания кончиками пальцев выпуклостей на листах, составляющих на основе специального алфавита буквы и слова.

Итак, способы компенсации зрения с помощью других анализаторов, на которые так надеялись, не оправдали радужных надежд. Пришлось ученым искать новые, радикальные пути. Постепенно стала вырисовываться идея о непосредственном введении информации в зрительную кору мозга человека. Эта идея появилась, конечно, не вдруг, существовало много предпосылок для ее реализации.

Еще в XIX в. нейрохирурги-исследователи стали применять электрическое раздражение мозга людей при нейрохирургических операциях. Пожалуй, первым был хирург Цинцинатти, который в 1874 г. стимулировал электричеством мозг больного, находящегося в сознании. В данном случае стимуляция производилась для уточнения границ эпилептогенных зон.

Исторически сложилось так, что сначала при операциях стимулировались соматосенсорные, ассоциативные и другие зоны коры, но в XX в. появились работы, касавшиеся раздражения первичных и вторичных зрительных зон коры.

При стимуляции зрительной зоны в коре головного мозга человека было получено две группы эффектов.

Первая группа эффектов — возникновение ориентировочных движений головы и глаз в сторону, противоположную раздражаемому полушарию. По мнению ряда исследователей, возникающие при электрической стимуляции зрительной коры ориентировочные реакции идентичны ориентировочным рефлексам, описанным И. П. Павловым. Такие же реакции наблюдались при раздражении зрительной коры мозга животных, что подтверждает общность механизмов ориентировочных реакций у человека и животных.

Вторая группа эффектов — возникновение зрительных ощущений (фосфенов). Ранее было известно, что зрительные ощущения (фосфены) возникают у любого человека при ударе по глазу, стимуляции зрительного нерва и носят диффузный, неопределенный характер. Впоследствии, с развитием исследований при стимуляции зрительной коры электрическим током удалось получить весьма локальные зрительные ощущения, более подробное описание которых пойдет ниже. Ощущения-фосфены изучают почти исключительно при стимуляции зрительной коры мозга человека, так как только человек может дать словесный отчет о своих ощущениях. Однако некоторые по-

хожие эффекты наблюдались и при электрическом раздражении зрительной коры животных. Так, американский ученый Р. Доти получил при электрической стимуляции зрительной коры у обезьяны (поле 18) «направленное вниз движение любой рукой с последующим внимательным наблюдением за осторожным и медленным раскрытием кулака». Эти реакции Р. Доти объясняет возникновением у обезьяны при электрическом раздражении зрительной коры оптических галлюцинаций типа «летающей бабочки».

Переходя теперь уже непосредственно к анализу возникающих в зрительной коре мозга человека фосфенов, необходимо сделать краткое отступление об исследованиях на мозге человека вообще.

Известно, что при операциях на мозге по поводу опухолей, эпилепсии, травм, паркинсонизма и других болезней необходимы специальные исследования по определению границ пораженных областей, в том числе с применением электростимуляции. Кроме того, довольно часто проводится вентрикулография для исследования желудочков мозга с введением в них контрастного вещества, при этом электрод в ряде случаев вводится в желудочки мозга через зрительную кору.

В последние годы широкое применение при операциях на мозге получил метод локального кровотока для определения функционального состояния нервной ткани. В этом случае также допустима локальная стимуляция корковых структур.

В течение последних 10 лет проводятся операции по вживлению пучка золотых электродов в ядра таламуса и других структур для стимуляции их по поводу лечения дрожательного паралича. У нас в Советском Союзе этим вопросом успешно занимается лаборатория Института экспериментальной медицины под руководством академика Н. П. Бехтеревой.

Комплекс работ по описанию эффектов электрической стимуляции зрительной коры мозга человека начался в 20-х годах этого века и проводился в основном силами немецких исследователей. Здесь надо отметить работы Левенштейна и Бурхарда (1918), Краузе (1924), Форстера (1929), Урбана (1933) и других. Приведем более подробно результаты исследований работы Урбана (1933), так как она в значительной степени отражает и данные других приведенных здесь авторов.

В ходе исследований на пяти пациентах доктор Урбан при электрическом раздражении корковой зрительной зоны переменным током обнаружил, что сразу же после включения тока у человека возникали округлые фосфены в виде дисков, кругов, часто цветных и блестящих. В случае возникновения белых фосфенов они были окаймлены небольшим цветным (голубым или желтым) ореолом. Фосфены исчезали сразу же после прекращения раздражения и не сопровождались никакими болевыми или другими побочными ощущениями.

Более подробный анализ фосфенов был проведен в работах известного канадского нейрохирурга Пенфильда с соавторами (1950, 1952). При электрической стимуляции затылочной (зрительной) области коры у пациентов возникали зрительные ощущения, описываемые как «вспышки света, прыгающие огоньки, цвета, яркий свет, звезды, колеса, диски, желтовато-коричневые и голубые огоньки, тени и другие фигуры».

При электрическом раздражении первичной зрительной коры (поле 17) авторы отмечали возникновение более простых фосфенов в виде искр, звезд, ярких вспышек. Фосфены, полученные при стимуляции вторичных корковых зрительных зон (поля 18 и 19), по форме и окраске были значительно сложнее. Это могли быть контуры различных предметов, фигуры и т. д.

Обнаруженные в этих работах различия фосфенов, полученных при раздражении разных полей, хорошо согласуются с современными представлениями о функциональном значении первичного проекционного зрительного поля 17 и ассоциативных вторичных и третичных полей 18 и 19. Как подчеркивает в своих работах советский нейрофизиолог М. М. Хананашвили, поле 17 является нервной структурой, в которой протекают процессы, обеспечивающие предметное зрение, однако полностью это поле функционирует при участии полей 18 и 19. Последние, взаимодействуя с полем 17, обеспечивают точное дифференцирование зрительных раздражителей.

Очень важным обстоятельством в исследованиях фосфенов является их воспроизводимость при повторных раздражениях.

Краузе (1924) был, видимо, первым из исследователей, отметившим, что при электростимуляции определенных точек зрительной коры у пациента возникает фосфен

в виде маленького светового пятна в соответствующем участке поля зрения.

Форстер (1929) отмечает, что прямое раздражение участков зрительной коры вызывало фосфены, которые проецировались в различные участки пространства и проекции фосфенов полностью соответствовали учению о проекционных отношениях в зрительном анализаторе. Это очень важное обстоятельство. Из исследований по адекватному раздражению глаза светом твердо установлено, что в коре существует ретинотопическое представление полей зрения, т. е. раздражение определенных участков сетчатки приводит к возбуждению строго определенных участков зрительной коры. Теперь же, из исследований по фосфенам, было показано, что и обратное действие, т. е. электрическое раздражение определенных участков зрительной коры, вызывает зрительное ощущение в определенных участках поля зрения.

Все, что говорилось выше о фосфенах, относилось к зрячим пациентам, но иногда среди нейрохирургических больных встречались и слепые (или частично слепые) люди. Некоторые исследователи описывают фосфены, полученные при стимуляции их зрительной коры. Так, например, исследования Краузе и Шума (1931) были выполнены на пациенте, который в течение восьми лет страдал полным односторонним выпадением поля зрения. Тот факт, что раздражение некоторых точек зрительной коры приводило к возникновению зрительных ощущений в различных участках слепой половины поля зрения, убедительно свидетельствовал о сохранении функций зрительной коры после многих лет слепоты.

В сущности, такие же важные факты были получены доктором Урбаном (1937) на пациентах, ослепших за несколько месяцев до проведения операций. Все 6 больных при электрической стимуляции зрительной коры видели круглые фосфены, часто окрашенные в разные цвета.

Обнаруженные на слепых пациентах фосфены говорили о многом. И вот почему. После наступления слепоты (а она начинается вследствие повреждения или необратимых патологических изменений сетчатки) происходит перерождение зрительного нерва, а также подкорковых центров. О наличии возникающих нарушений в корковом отделе зрительного анализатора мнения расходились, некоторые авторы считали, что функции зрительной коры

сохраняются и после многих лет слепоты. Исследования по вызыванию фосфенов свидетельствуют в пользу этой точки зрения. О физиологических механизмах, ответственных за сохранение жизненных функций зрительной коры, мы расскажем позже.

Переходя снова к истории изучения фосфенов, следует сказать, что упомянутые выше авторы хотя и описали очень важные закономерности возникновения фосфенов, но не ставили перед собой каких-то практических целей для оказания помощи слепым.

Новый период исследований начался с работ английских ученых Бриндли и Левина из Кембриджского университета (1968). Эта классическая работа дала толчок не только новым исследованиям фосфенов, но и заложила теоретические основы зрительного протезирования. Поэтому остановимся на ней подробнее.

В 1967 г. пациенту 52 лет, ослепшему от глаукомы и отслойки сетчатки, на добровольных началах в зрительную кору правого полушария были вживлены 80 платиновых электродов (каждый диаметром 1,2 мм), которые располагались в затылочной части коры. Кроме того, над электродами под кожей зашивались 80 миниатюрных радиоприемников. Каждый приемник был связан с соответствующим электродом проводом. Радиоприемники получали питание и команды посредством индуктивности от внешних передатчиков, подводимых вплотную к голове пациента.

Таким образом, электроды и приемники вживлялись надолго, они были неподвижны относительно черепа и друг друга. Операция по их вживлению проводилась стерильно и инфекционные воспаления кожи и мозга в дальнейшем не возникали.

Прежде всего надо сказать о том, что раздражение мозга в течение двух лет (пока стояли электроды) не причиняли пациенту вреда и боли (в мозге вообще нет болевых окончаний). По ходу исследования пациент рисовал или регистрировал появление в определенных частях поля фосфенов, вызываемых стимуляцией коры через тот или иной электрод. При электрическом раздражении зрительной коры через каждый электрод в отдельности у пациента возникало ощущение в виде фосфена, описываемого как «очень маленькое пятно белого цвета, напоминающее звезду в небе и имеющее размер зернышка саго». Фосфены возникали всегда в определенных пунк-

тах левой половины зрения. Составленная карта фосфенов показывает, что они занимают довольно правильное, упорядоченное место в поле зрения. Это примерно соответствует классической ретинотопической схеме проекции: электроды, расположенные сзади поля 17, дают центральные фосфены, а расположенные впереди — периферические. Ни один из электродов не давал фосфенов в боковой части поля зрения, что и следовало ожидать, так как боковая часть поля зрения проецируется в глубину шпорной борозды, расположенной между полушариями, и хирургический доступ туда затруднен.

Бриндли и Левин установили, что фосфены были устойчивыми, их можно воспроизводить многократно при последующей стимуляции.

Весьма важной деталью исследования было то, что если в момент электрической стимуляции пациент поворачивал голову и глаза, то фосфены также перемещались в поле зрения на расстояние, пропорциональное углу поворота. Все без исключения фосфены у этого пациента были белыми, не окрашенными в цвета.

В работе Бриндли и Левина были определены основные параметры тока, необходимого для возникновения фосфенов: раздражение производилось прямоугольными импульсами частотой 50—100 Гц, длительность одного импульса была 0,001 с и сила тока равнялась 0,002—0,004 А. Очень существенным было то, что одиночный импульс обычно не вызывал фосфена, для его возникновения нужно минимум 3—4 импульса, а лучше всего — цепочка или пачка импульсов общей длительностью 0,3—0,5 с.

Для протезирования зрения очень важен факт, установленный в работе английских ученых: яркость фосфена мало зависела от частоты и длительности стимулов, но была пропорциональна их амплитуде. Это было важной находкой, т. к. позволяло установить, что в будущих протезах одно из наиболее важных свойств светового раздражителя можно выразить через амплитуду подаваемых в кору электрических импульсов.

В работе был установлен еще ряд важных фактов. Так, оказалось, что пациент был способен различать фосфены, возникающие на соседних электродах с минимальным расстоянием между ними в 2,4 мм.

Но, пожалуй, самым интересным с практической точки зрения наблюдением было то, что при одновременном

электрическом раздражении через несколько электродов возникали многоточечные фосфены. Исходя из того, каково их расположение в поле зрения, можно было путем раздражения тех или иных электродов набирать более простые или более сложные фигуры, и пациент воспринимал их. При использовании различных комбинаций электродов удалось получить фосфены в виде вопросительного знака, букв V, Z.

Логическим продолжением рассмотренных выше исследований явилась новая работа Бриндли (1973). На этот раз пациентом-добровольцем был 64-летний мужчина, ослепший 30 лет назад. В затылочные области обеих полушарий ему были вживлены электродные блоки, в каждом по 65 электродов.

В ходе исследований было обнаружено, что фосфены у этого пациента были гораздо крупнее по размеру, чем у первого, и к тому же они были расплывчатыми. Кроме того, чтобы получить отдельные фосфены с разных электродов, они должны были отстоять друг от друга гораздо дальше, чем 2,4 мм (как в первом случае). Видимо, все эти отличия были связаны с длительной слепотой пациента.

Слепых пробовали обучать чтению шрифта Брайля. Для этих целей выбирались 6 ярких фосфенов, взаимное геометрическое расположение которых позволяло в определенном приближении воспроизводить буквы из алфавита Брайля. При одновременном предъявлении составляющих букву фосфенов процент правильного узнавания составлял 56%. Если же фосфены возникали последовательно, пациент правильно определял 79% букв.

Ранее все время говорилось об исследовании раздражения зрительной коры мозга за рубежом. В СССР это направление по исследованию восстановления сенсорных функций также быстро развивается. До 1975 г. работы по введению зрительной информации в кору головного мозга и изучению с этой целью ее функций велись в модельных опытах на животных на кафедре физиологии Ростовского университета и на кафедре физиологии высшей нервной деятельности МГУ.

В частности, группа исследователей Ростовского университета под руководством А. Б. Когана и Е. Б. Компанейца установила, что если у кошек выработать условные рефлексы, скажем, нажима на рычаг на определенные фигуры (крест, квадрат), подаваемые в опре-

деленных участках поля зрения, а затем раздражать зрительную кору кошек в том месте, куда проецируются эти поля зрения с помощью электродов, составляющих такие фигуры, то кошки мгновенно нажимают лапой на педаль. Таким образом, кошкам до некоторой степени все равно, будет ли это световое раздражение или фосфены в том месте поля зрения, где присутствовал условный стимул. Эта группа также много работала над исследованием того, как ввести максимум информации в зрительную кору через минимальное количество электродов.

В 1975 г. в Институте нейрохирургии АМН СССР группе ученых во главе с К. Я. Оглезневым и А. Р. Шахновичем впервые в СССР удалось получить фосфены при нейрохирургических операциях и детально описать их.

Дальнейший шаг в этом направлении был сделан в Ростове совместными усилиями нейрохирургов Ю. Г. Серикова и С. И. Джинджихашвили и физиологов Е. Б. Компанейца и В. В. Петровского. Новым в их работе было то, что пороги возникновения фосфенов были много ниже ($0,0001$ — $0,0006$ Å), чем в других работах. Авторы объясняют это тем, что раздражение производилось через спаренные (биполярные) электроды. Было также установлено, что яркость фосфенов зависела от длительности одиночных электрических импульсов в диапазоне $0,0001$ — $0,001$ с.

Восстановление зрения у слепых (как и вообще сенсорных функций у инвалидов) — несомненно комплексная проблема, она стоит на стыке нейрофизиологии, медицины, биофизики, электроники, психологии.

Исследования группы специалистов под руководством биофизика Добелла (США) шли по двум направлениям: физиологическому — исследованию фосфенов у пациентов; техническому, связанному с построением прототипа зрительного протеза на основании полученных физиологических данных.

По физиологии фосфенов исследования проводились попутно при нейрохирургических операциях в разных городах США и Канады. Методика исследования была примерно той же, что и в работах доктора Бриндли. Все пациенты в основном были зрячими людьми.

Из наиболее оригинальных фактов, полученных в работах этой группы, датированных 1974—1975 гг., следует выделить следующие.

1. Наиболее эффективным участком коры для вызывания фосфенов является поле 17 (самая первичная проекционная зрительная зона коры).

2. Пороги возникновения фосфенов не зависят от размера раздражающих электродов.

3. Если зрительную кору стимулировать непрерывно, то через 10—15 с такой постоянной стимуляции фосфены затухают.

4. Авторы отмечают, что расположение фосфенов в поле зрения только грубо соответствует классической карте ретинотопических проекций. Это наблюдение сильно отличается от предыдущих аналогичных работ.

5. Пациенты могли различать фосфены, вызываемые стимуляцией через электроды сечением 1 мм² и расстоянием между их центрами в 3 мм.

6. Раздражение сильным током даже через один электрод может давать множественные фосфены.

Другая часть физиологических исследований касалась двух слепых добровольцев. Один пациент ослеп 7, а другой — 28 лет назад. Существенным в анализе фосфенов было то, что электрическое раздражение производилось через 64-канальный стимулятор, контролируемый портативной ЭВМ РДР-8. Ответы пациента и параметры стимуляции автоматически записывались на телетайпе и магнитной ленте.

Эти исследования, очень важные для построения зрительных протезов, выявили, что чем больше срок слепоты, тем большие токи нужны для появления фосфенов. Кроме того, как и в работе Бриндли, фосфены у хронически слепых были больше по размеру (по сравнению со зрячими), были склонны к мерцаниям и менее выражены в цвете.

Наконец, после выключения раздражения фосфен мог ощущаться до 1 мин и более.

У слепых пациентов с помощью ЭВМ была составлена карта фосфенов. В дальнейшем согласно этой карте опять же с помощью ЭВМ можно было через электроды «набирать» в сознании пациентов разные фигуры: квадрат, треугольник и другие фигуры. При последовательном раздражении точек пациент опознавал тот или другой контур.

Итак, даже после многих лет слепоты у пациентов удалось не просто вызвать отдельные фосфены, но и составить из них разные фигуры, как и у зрячих паци-

ентов. Следовательно, зрительная кора живет и работает!

Здесь необходимо сказать, почему же сохраняются основные функции зрительной коры у слепых и чем все-таки ее работа отличается от нормы?

Многочисленные опыты по выключению зрения на животных сходятся на том, что в ходе депривации (лишения зрения) уменьшается количество микроскопических отростков (шипиков) на воспринимаемых разветвленных поверхностях нервных клеток (дендритах). Уменьшается и количество синапсов — соединений нервных окончаний с клетками. Происходит и более сложная перестройка взаимоотношений клеток в зрительной коре. Опыты на новорожденных животных показали, что к моменту рождения животного в его зрительной коре уже есть набор клеток—детекторов различных свойств предмета. Последнее требует пояснения.

Американские ученые Хьюбел и Визель открыли, что клетки в зрительной коре почти не отвечают на общее освещение глаза, но реагируют лишь на специфические для них стимулы: одни клетки — лишь на узкую полосу, расположенную под определенным углом к оси глаза, другие — на угол, образованный двумя линиями, третьи — на полосу, движущуюся в определенном направлении, и т. д. Природа создала такой набор детекторов, видимо, для того, чтобы как можно быстрее «расчленить» любой предмет по основным его параметрам (элементам формы, цвету, движению, яркости). Все это, по-видимому, происходит в первичной зрительной зоне — поле 17 и затем уже зрительный образ «собирается», формируется во вторичных и третичных зрительных зонах — полях 18 и 19. Хьюбел и Визель также установили, что детекторы, «настроенные» на один признак предмета в данном месте коры, образуют колонку по ее вертикали, т. е. сгруппированы определенным образом.

Так вот, повторим, что набор клеток-детекторов к моменту рождения у животных (и у человека тоже!) уже есть. Однако, по мнению многих ученых, для развития и реализации свойств этих клеток необходим жизненный опыт. Существует такое понятие, как «чувствительный период развития». У кошек он равен 28 дням, у крыс — около 30, у человека же по ряду данных он растягивается до одного — трех лет. Если в этот период жизненного зрительного опыта не было (хотя бы и на короткие перио-

ды), то клетки-детекторы в значительной мере теряют свои функции, их свойства становятся неопределенными.

Существенно, что если слепота наступает с момента рождения и в начале чувствительного периода, то клеток-детекторов в коре мало, если же слепота наступает в любом возрасте после этого периода, то в зрительной коре существует полный набор детекторов.

По данным различных авторов, после многолетней слепоты в зрительной коре мозга остается от 30 до 60% работающих клеток. За счет чего это происходит? Высказывается предположение, что в этом случае деятельность нейронов поддерживается за счет влияния со стороны незрительных структур. Чтобы понять это, надо детально знать свойства нормальных нейронов зрительной коры. В наших опытах на кафедре высшей нервной деятельности МГУ исследовались ответы одиночных нервных клеток зрительной коры кролика на свет, звуковые щелчки и легкие электрокожные прикосновения. В результате оказалось, что довольно многие клетки зрительной коры отвечают на звук (28%) и на электрокожный стимул (61%). Интересно, что около 47% клеток зрительной коры бимодальны, т. е. отвечают не только на свет, но и на один из незрительных стимулов, а 33% отвечают на все 3 вида стимулов.

Обнаруженная в наших опытах широкая конвергенция (схождение) импульсов разных модальностей на нейронах зрительной коры может свидетельствовать о развиваемой в самое последнее время гипотезе о многомерном, многомодальном восприятии стимула в проекционных зонах коры. Таким образом, касаясь еще раз сохранности 30—50% клеток у ослепших много лет назад людей, следует, видимо, считать, что это происходит за счет остаточного действия незрительных структур и отделов, ответственных за поддержание определенного тонуса у человека и животных.

Вообще следует подчеркнуть, что любой зрительный образ, создаваемый в сознании зрячих людей, не является, вероятно, чисто зрительным. Ему обязательно будут присущи «звуковые», «тактильные», «моторные» черты. Не должны быть чисто «фосфенными» и образы у людей со зрительными протезами. Нужно стремиться к тому, чтобы сделать эти образы полимодальными, комплексными. Именно тогда они будут более устойчивыми и смо-

гут восприниматься слепыми как что-то более естественное для организма.

Теперь несколько слов о том, насколько функционально зрительная кора слепого отличается от зрячего.

Уже отмечалось, что у ослепших людей фосфены становятся больше по размеру и менее очерченными, они мерцают, хуже выражены в цвете. О чем это говорит? По мнению советских исследователей Л. А. Новиковой и Н. Н. Зислиной, много лет работавших со зрительной корой лишенных света животных, у последних слепота приводит к нарушению нормальной работы тормозных механизмов. А известно, что тормозные механизмы играют громадную роль как в деятельности зрительной коры, так и всех отделов мозга. В зрительных процессах торможение, например, отделяет один сигнал от другого во времени, позволяет при увеличении освещения сузить границы рецептивных полей, что ведет к увеличению остроты зрения. Если у слепых механизм торможения нарушен, то становятся понятными и необычные, характерные для них фосфены. Так, увеличение размеров фосфенов и их «размытости» свидетельствуют как раз об ослаблении торможения, мерцание фосфенов говорит также о нарушении правильного соотношения между возбуждающими и тормозными процессами. В последнем случае это ведет к инерции процесса, к затруднению его остановки, что также коррелирует с тем, что фосфены у слепых после выключения тока могут восприниматься до 2 мин.

Итак, мы рассмотрели особенности физиологических процессов в зрительной коре слепых людей. Но мы пока не затрагивали вопроса, как же объяснить возникновение самих фосфенов? Сейчас как раз подошло время сделать это.

Из исследований фосфенов известно, что при раздражении разных участков коры получается набор хотя и достаточно разнообразных, но вполне сравнимых и сопоставимых простых зрительных образов: вспышек света, прыгающих огоньков, звезд, колес, дисков, искр и т. д.

Возможным субстратом таких фосфенов, с нашей точки зрения, могут быть колонки, столбцы нейронов, обнаруженные в зрительной коре Хьюбелом и Визелом (о них шла речь раньше) и, пожалуй, не просто колонки, а «гиперколонки», описанные этими же авторами впоследствии. Такая «гиперколонка», имеющая диаметр 1,0—

1,5 мм по поперечнику коры, состоит из более элементарных колонок, в каждой из которых расположены нейроны с одинаковой ориентацией рецептивных полей. Одним словом, в гиперколонке имеется набор нейронов «на все случаи жизни»: здесь и набор колонок с разной ориентацией рецептивных полей, и набор детекторов цвета, интенсивности, бинокулярности, движения и т. д. Ощущение формы фосфена, видимо, зависит от того, какую колонку или группу колонок раздражает электрод.

Возможно, в дальнейшем, по мере того как будет подробно изучена связь структуры зрительной коры с ее функцией, можно будет ставить электроды, чтобы вызывать определенные фосфены. Или может быть другой вариант — через один и тот же электрод, используя разные формы электрических стимулов, вызывать разные фосфены. Правда, последний способ, если исходить из того, что известно на сегодняшний день по фосфенам, трудноосуществим.

Хотелось сказать еще несколько слов об использовании фосфенов при раздражении первичных и вторичных зрительных зон. Казалось бы, для восстановления зрения выгоднее было бы раздражать вторичные зрительные зоны, т. к. там возникают более сложные фосфены и даже какие-то оформленные образы. Однако, как показал опыт, для составления каких-то фигур нужны именно элементарные фосфены в виде точек. Этих фосфенов нужно как можно больше, чтобы, образно говоря, осветить на своеобразном табло те или иные буквы, те или иные картины. На основании новейших морфологических данных (Стенсаас с соавторами, 1974) в среднем вся зрительная кора человека занимает площадь 2500 мм², при этом на поверхности полушарий лежит лишь 33% этой коры, а 67% спрятано на внутренней поверхности в пределах шпорной борозды. Открытая кора занимает полоску в 5 см длиной. На ней, по теоретическим расчетам, можно разместить протез длиной 3,8 см (примерно 150—200 электродов), он будет покрывать до 94% открытой поверхности зрительной коры, и это будет соответствовать от 25 до 50° зрительного поля, т. е. слепой будет «воспринимать» достаточно большое пространство перед ним.

Какова же конструкция зрительного протеза и что сделано сейчас? Надо сказать прежде, что дальше всего в практическом направлении продвинулась группа докто-

ра Добелла в США. Эта группа и опубликовала разработанную ей конструкцию протеза.

Первая составная часть протеза — искусственный глаз, содержащий матрицу светочувствительных элементов, должен располагаться в глазнице и прикрепляться к оставшимся глазным мышцам (крепление глаза к мышцам позволяет скомпенсировать перемещения фосфенов, возникающих при движениях глаз). В матрице находится специальный светочувствительный кристалл. Снабженный разъемом кабель соединяет «глаз» с миниатюрным компьютером для обработки входных данных, расположенных в оправе декоративных очков (компьютер этот сделан на базе самых современных достижений электроники и поэтому столь миниатюрен).

Последовательность данных с микроЭВМ поступает по кабелю к приемнику и другим схемам, вживленным между кожей головы и костями черепа. Эта передача осуществляется путем индуктивной связи между катушками, расположенными по обеим сторонам кожи. От приемников сигналы поступают уже непосредственно на платиновые электроды, вживленные в зрительную кору.

В лабораториях многих стран ведется большая работа по изысканию материалов для электродов, которые были бы безвредны для мозга и не изменялись при длительной электростимуляции мозга. Идеальные материалы не найдены, наиболее пригодными на сегодняшний день оказались электроды, сделанные из сплава: 90% платины и 10% иридия.

Сейчас уже просматривается некоторая последовательность этапов «примерки», «прилаживания» зрительного протеза к данному человеку.

Прежде всего для каждого пациента составляется карта фосфенов. Цель построения карты состоит в нахождении таких электродов, раздражение которых даст ощущение каких-то фигур: линии, квадрата, букв.

Врач-исследователь старается получить как можно больше фигур путем раздражения различных комбинаций электродов. Все эти комбинации и фигуры вводятся в память микроЭВМ.

Представим себе, как передается изображение в мозг. Световые сигналы попадают в искусственный «глаз», преобразуются в электрические импульсы, и образованные в «глазе» фигуры сравниваются с имеющимися в памяти ЭВМ фигурами. При совпадении фигур ЭВМ дает коман-

ду на раздражение тех или иных электродов. Надо сказать, что информация передается кадрами, в каждом кадре команды последовательно подаются на группы из восьми электродов. Частота кадров меняется от 0,3 до 32 в секунду. Между каждым кадром делается промежуток от 0,05 до 1 с, чтобы нервные клетки, возбужденные во время предыдущего кадра, могли отдохнуть.

В этом протезе предусмотрена обратная связь, позволяющая контролировать выходные импульсы и регулировать яркость и контрастность фосфенов самими пациентами.

Еще года 2—3 назад казалось, что протез будет создан быстро и внедрен в практику. Но жизнь внесла коррективы. Оказалось, что нужны еще дополнительные нейрофизиологические работы по изучению фосфенов. Многого еще предстоит решать. В частности, совсем не ясно, как сделать так, чтобы фосфены информировали пациента о расстоянии до объектов, о перемещении объекта, об объемности пространства.

Эти стороны восстановления зрения усиленно исследуются у нас в стране и за рубежом с тем, чтобы в будущем создать надежный зрительный протез, помогающий слепым не только ориентироваться в пространстве, но и действительно видеть мир.

Параллельно с развитием исследований по восстановлению зрения шли изыскания в области восстановления слуха у глухих. Глухота довольно широко распространена в мире. В США, например, около 17 млн. человек страдает глухотой в той или иной степени. У 5 млн. человек потеря слуха связана с повреждением слухового нерва или внутреннего уха. Таким людям можно помочь только с помощью слуховых протезов (не слуховых аппаратов, которые усиливают звук, а именно протезов).

Короткое отступление о составе слухового анализатора. Известно, что звук, попадая в ухо, давит на барабанную перепонку и через систему косточек среднего уха давление передается на мембрану овального окна внутреннего уха, которая выгибается и вызывает перемещение заполняющей улитку жидкости (перилимфы). При этом раздражаются волосковые рецепторные клетки, настроенные на определенные звуковые частоты. Отростки этих клеток составляют слуховой нерв. Пройдя через несколько ядер, где происходит переключение импульсов с клетки на клетку, слуховая информация попадает во

внутреннее коленчатое тело, а оттуда — в слуховую кору, где происходит окончательный анализ слуховых сигналов.

Итак, слуховые протезы. Здесь четко следует различать две категории пациентов: один — с повреждением внутреннего уха, рецепторов, но слуховой нерв еще жив, функционирует; другие — это те, у которых слуховой нерв отмирает, остаются работающими (как и у слепых) в основном проекционные зоны коры (в данном случае слуховая кора).

Больных первого рода значительно больше, чем второго, и основные усилия ученых были направлены на то, чтобы создать протез во внутреннем ухе, раздражать электрическим током слуховой нерв. Больным с полным поражением нерва может помочь только раздражение слуховой коры.

В последнее десятилетие построены и вживлены первые слуховые протезы во внутреннее ухо, в улитку. Это работы Дойля с соавторами, Симмонса, Хаузе с соавторами, Михельсона с соавторами, Младейовского с соавторами и других.

В сущности, хотя и существуют различия в методиках установки электродов, принцип один: вживить электроды (один или несколько, обычно это платиновые электроды с шариком на конце) в улитку и вывести проводнички в определенное место под кожей, куда вживлены также приемные устройства. Подводя снаружи передающее устройство, можно вызвать индуктивное возбуждение в приемнике и тем самым стимулировать нервную ткань через электрод.

Каковы же эффекты такого раздражения? Для простоты картины начнем с одного электрода. Раздражение обычно производится током синусоидальной формы или прямоугольными импульсами. Пациенты способны узнавать многие звуки из окружения.

Надо сказать, что буквально все авторы, работавшие с этими протезами, в один голос говорят, что различение сложных звуков затруднено, а распознавание речи практически невозможно. Но очень важно, что при использовании такого протеза явно облегчается распознавание слов по движению губ. Видимо, все-таки какая-то дополнительная информация о словах в мозг проходит, но она как бы «подпороговая», и может помочь лишь в сочетании с другой информацией о словах — зрительной.

Мнения исследователей сильно расходятся по вопросу о том, можно ли достичь различения тона с помощью не самого сигнала, а с помощью места, куда помещен электрод в улитке. Одни авторы (Младейовский с соавторами, Симмонс, Хаузе и Урбан) считают, что место на улитке имеет большое значение в восприятии сигнала. Сигналы одной частоты могут восприниматься пациентом как разные — в разных участках улитки — внутреннего уха. Другие авторы (Михельсон и его группа) считают, что место улитки здесь ни при чем, любые точки дают примерно один и тот же эффект.

В сущности, если подтвердится положение о том, что раздражение разных частей нервных окончаний в улитке может помочь различению тона, то открываются перспективы в построении реального слухового протеза. Размещая по всей поверхности улитки как можно больше электродов, можно опять же с помощью микроЭВМ и обучения глухого пациента различать и сложные звуки и, самое главное, речь, тем самым восстановить слуховую функцию.

Исследований пациентов с полным поражением слухового нерва насчитывается очень мало. Здесь надо снова отметить работы доктора Добелла и его группы. Эти авторы ввели термин «аудены» по аналогии с фосфенами. Пациенты воспринимали раздражение слуховой коры как «жужжание», «гудение», «удары», «пение сверчка» и т. д. Очень существенно, что пациент чувствовал изменение тона при изменении позиции электрода на слуховой коре. Словом, работы над слуховыми протезами находятся еще в начальной стадии исследования, и предстоит еще много сделать, чтобы создать реальный протез, восстанавливающий слух у глухих. Эти работы перспективны.

Подводя итоги, можно сказать, что сейчас рождается новая отрасль науки — наука о восстановлении сенсорных функций. Исследования продолжаются, и можно надеяться, что в недалеком будущем (жизнь иногда удивительнее самых оптимистических прогнозов) настоящие сенсорные протезы будут созданы.

ЛИТЕРАТУРА

Супин А. Я. Нейронные механизмы зрительного анализа. М., Наука, 1974.

Шуранова Ж. П. Исследование элементарных рабочих механизмов в коре больших полушарий. М., Наука, 1977.



Запахи в жизни животных и растений

А. Х. Тамбнев,
кандидат биологических наук

Запахи, переполняющие атмосферу и гидросферу нашей планеты, окружают всех ее обитателей от рождения и до смерти. Их влияние разнообразно и могущественно. Они управляют поведением, размножением и другими важнейшими сторонами жизни у многих групп организмов. В последние годы по этим проблемам накопилось много новых фактов. Порой эта сложная мозаика научных данных далеко не сразу укладывается в какие-то ясно видимые закономерности. Но достижения ученых, а также применение современных методов исследования проясняют картину. Попробуем хотя бы бегло осветить значение различных запахов в жизни животных и растений.

С точки зрения своей природы запах — понятие неоднозначное, относительно его природы имеются две противоположные теории.

Согласно первой, химической теории, запах есть присутствие в газовой либо водной фазе определенных концентраций пахучих веществ. Попробуем разобраться, чем, согласно этой теории, пахучие молекулы отличаются от

непахучих. Интересно, что первые соображения на этот счет были высказаны около 2000 лет назад античным поэтом и философом Титом Лукрецием Каром. Он предположил, что в носу человека есть крошечные поры разного размера и формы. Зная корпускулярное учение, выведенное древними, он предположил далее, что запах будет ощущаться нами тогда, когда его корпускулы (частицы) будут подходить к порам как ключ к замку, при этом разные запахи будут определяться различными порами. Эта, догадка, как и другие догадки древних, была достигнута чисто умозрительно, без всякой экспериментальной базы, но тем не менее оказалась в основном верной, во всяком случае, решающим образом повлияла на создание современных теорий.

Первые теории запаха оформились в 40-х годах нашего века. Наиболее доказательна из них теория английского ученого Д. Е. Эймура, выдвинутая немного позже, в 1952 г., получившая название стереохимической и развивавшая, в сущности, на современном уровне взгляды Тита Лукреция Кара. Согласно теории Эймура запах вещества зависит от формы его молекул и от того, насколько точно они соответствуют лунке на поверхности обонятельного анализатора. Таким образом, вещества, похожие по форме молекул или их частей, должны иметь похожие запахи.

Так как в мембране обонятельного анализатора число разных по форме лунок ограничено, то вещества, подходящие, так сказать, в чистом виде к одним и тем же по форме лункам, получили названия первичных. Впрочем, тут мнения ученых разошлись. Одни считали, что первичных запахов существует шесть, другие — четыре, третьи — девять, далее шли двадцать два, двадцать пять, тридцать и т. д. Эймур провел довольно большие по объему исследования, изучив запахи 616 веществ, и подсчитал, что первичных запахов имеется в природе семь, что случайно, по-видимому, совпало с числом музыкальных нот или цветов спектра. Но так же, как и в музыке или в живописи, все гигантское разнообразие запахов — считают, что человек может различать до 10 000 запахов, а животные, вероятно, гораздо больше — создается комбинациями из семи первичных запахов, которые, по Эймуру, имеют названия «камфарный», «острый», «гнилостный», «эфирный», «цветочный», «мускусный», «мятный». Впол-

не естественно, для животных число первичных запахов может оказаться совершенно иным.

Химическая теория пока что единственная из теорий, которая смогла достоверно предсказывать запах вновь синтезируемых соединений, основываясь на размерах и форме молекул.

Сторонники второй «физической» теории считают, что запах веществ связан с поглощением и излучением волн в инфракрасной области спектра, которые возникают при столкновении молекул пахучих веществ с молекулами кислорода и азота воздуха. При этом были сделаны относительно успешные попытки по установлению связи между запахом веществ и частотой их инфракрасного излучения.

И та и другая теории объясняют одни и не объясняют другие факты. При этом нужно отметить, что более доказательной, убедительной и имеющей большее число сторонников является все же химическая теория.

В животном и растительном мире Земли запахи чрезвычайно важны, необходимы для выполнений ряда функций и осуществления того или иного типа поведения. Можно сказать, что имеются целые большие группы организмов, которые живут почти исключительно в мире запахов.

Начнем с самого обширного на Земле класса — с насекомых. Их окружает мир запахов, влияние которых многообразно и которые управляют важнейшими сторонами их жизнедеятельности. Возьмем хотя бы их поведение, относящееся к жилищу и различным меткам.

Мечение запахами очень часто встречается в мире животных. Многие насекомые метят свои жилища, гнезда, норки и т. д. Когда утром шмели вылетают из гнезда, они совершают около него ряд кругов, выделяя в воздух пахучий секрет мандибулярных желез, а также наносят капельки секрета на окружающую растительность, причем разные виды шмелей метят определенные растения и на определенном уровне от земли. Это облегчает членам их гнезда возвращение домой.

Пчелиный улей тоже помечен обитающей там семьей индивидуальным «запахом дома». В улей невозможно проникнуть членам другой семьи, за этим строго следят пчелы-сторожа, которым подлетающие пчелы предъявляют пропуск — выворачивают пахучую железу, пахнущую «домом». Этой же железой пчела активно выделяет запах

в случае, когда обнаружен обильный корм, запах при этом сортируется на окружающей растительности или земле и создает в воздухе пахучую дорожку, по которой полетят другие пчелы. Запах родного улья, «дома» помогает молодым пчелам не заблудиться, когда они учатся летать вокруг улья. Во время их полетов взрослые пчелы, сидя на летке, выворачивают железу и трепетанием крыльев разгоняют запах в воздухе.

Таким образом, запаховые метки обладают не только узкой видовой, а даже «семейной» и «гнездовой» специфичностью.

В мире запахов живут муравьи. Те из них, которые живут в пустынях и полупустынях, очень быстро бегают по раскаленному песку. Здесь вряд ли рационально наносить пахучую метку на почву, где температура поверхности очень высока, поэтому они на бегу поднимают брюшко и выбрасывают ее в воздух, наподобие выхлопа автомобиля, оставляя дорожку запаха. Муравьи, живущие в нашей полосе, на бегу периодически касаются жалом почвы, нанося туда пахучие вещества — феромоны. Муравьиные пути помечены запахом, и муравьи, пересекая такую дорожку, сразу направляются в сторону усиления запаха. Обычно усиление запаха приводит к источнику корма, который кто-то обнаружил, а по меткам муравьи могут определить, насколько он велик, требуется ли подкрепление и т. д.

По меткам муравьи возвращаются в свой муравейник из дальних путешествий. Очень существенно то, что периодически подновляются только важные и необходимые метки, а старые и ненужные выветриваются и исчезают, это избавляет муравьев от лишней беготни.

Как и у пчел, каждый муравейник обладает индивидуальным запахом, и стражи ни за что не допустят туда чужаков. Проводились опыты, когда «своего» муравья метили запахом «чужого» муравейника. Стражи немедленно выбрасывали его вон, как только он пытался вернуться к себе домой, и так продолжалось до тех пор, пока с него не выветривался «чужой» запах.

Таким образом, пахучие метки насекомых прежде всего облегчают им передвижение и ориентировку, а также нахождение пищи. Вообще говоря, для насекомых привлекающие запахи пищи — пищевые аттрактанты — обладают очень узким видовым диапазоном.

Например, необыкновенно привлекателен для пчел и многих других насекомых — мух, муравьев и т. д. — запах меда, представляющий букет из душистых компонентов и сладкого запаха фруктозы и глюкозы. Медоносы пчелы находят как по цветовым пятнам соцветий, так и по медовому запаху нектара. Вспомним, какое обилие пчел бывает на цветущей гречихе или липе, источающей чудный запах.

Плодовые мушки, например, реагируют только на запах перезревших фруктов и совершенно не реагируют на запахи тех же недозревших плодов.

Листья шелковицы продуцируют запах, привлекающий к ним гусениц шелковичного червя.

Если мы теперь рассмотрим маркировочные запахи позвоночных животных, то увидим, что и для них они имеют огромное значение. Маркировка очень распространена у представителей куньих, кошачьих, енотовых, виверровых, грызунов, медвежьих, копытных приматов, насекомоядных, сумчатых.

Прежде всего метки важны, чтобы «застолбить» свою территорию. Звери семейства куньих метят свою территорию мускусом, выделяемым сильно развитыми пахучими железами анальной области. Обычно животные трутся железами или прикладывают их к камням, деревьям, пенькам, веткам; в неволе — к прутьям решетки, выступам клетки. Так поступают барсуки, куницы, норки, хорьки, росомахи. А вот скунсу не нужно предупреждать недоброжелателей дважды: все прекрасно знают, что если он поднял хвост, загнув вниз его кончик, прижал лапы к земле, поднял голову, то сейчас ударит струя невыносимо зловонной жидкости, запах которой буквально задушит и надолго пометит врага, и это заставляет хищников убираться подобру-поздорову.

Медведи обычно ставят свои метки на деревьях. Как пишет Е. Т. Сетон, есть «деревья-регистраторы» и «деревья-мерила». О первые медведи обычно трутся спиной, выделяя при этом мочу, валяются в ней и снова трутся о дерево. Вторые играют, по-видимому, роль «визитной карточки». Встав на задние лапы, медведь дотягивается до максимально высокой точки и оставляет там следы когтей, а гризли еще следы зубов. Естественно, более крупный и сильный зверь оставит свою метку выше, его царапины на коре будут глубже. Это предупреждение другим медведям, чтобы они лучше не попадались на пу-

ти. Таким образом, обнюхав и осмотрев деревья, например, новый медведь получает исчерпывающую информацию о количестве, поле и силе обитающих здесь медведей.

Когтями по земле скребут многие звери, одновременно нанося заметную метку и выражая определенные эмоции. У хищников, грызунов и других животных на подошвах лап имеются апокриновые и потовые железы. Когда животное спокойно идет, то оно метит свою территорию, так сказать, «в норме», но вот вблизи появляется соперник, тогда собаки, например, начинают энергично скрести когтями, нанося в пику ему основательную метку. Волки часто скребут когтями, как отмечает Е. Т. Сетон, около опасных предметов — обнаруженного капкана, отравленной приманки — вероятно, от «презрения» к ухищрениям человека, а может быть, еще и для того, чтобы предупредить других сородичей. Сходно поступают шакалы и койоты. А вот у кошачьих эта привычка наблюдается при раздражении или перед нападением: лев, как и кошка, перебирает и скребет лапами, и также поступает после дефекации. Кстати, многие, наверное, видели, как маркируют территорию домашние кошки, особенно интенсивно они делают это весной. Метятся различные заметные предметы, не только находящиеся на земле — столбы, кочки, деревья, а и находящиеся на крышах, чердаках, брошенных домах. Идущие по меченому маршруту кошки останавливаются только у меток.

Кожные пахучие железы развиты у грызунов. Австрийский ученый И. Эйбль-Эйбесфельдт описывал маркировку хомьяками жилища, окружающей почвы, камней, растений боковыми железами, особенно развитыми весной. Это предупреждает сородичей о том, что территория занята. Бобры облюбовывают для постоянно подновляемой метки какую-нибудь чистую от травы площадку на берегу с лежащим там камешком или бугорком. Выйдя на берег, они отмечают «присутствие» тем, что трутся о них анальной частью, выделяя бобровую мускусную струю.

Метят территорию и копытные животные. У джейрана из пахучих желез, расположенных впереди глаз, выделяется секрет, который он активно наносит трением на кусты, ветки, камни, деревья, то же делают самцы других видов антилоп — гну, гарна, газелей. Часто тем же секретом маркируется самка во время спаривания, это

предохранит ее от ухаживаний других самцов. Верблюды выворачивают голову и трутся затылком, нанося на почву или ветки секрет затылочных желез. У лемурув пахучие железы расположены на предплечьях, подмышках и около анальной области, секрет переносится на хвост, которым он проводит под передними конечностями, либо, пявсь и подняв хвост, наносит секрет трением задней части тела о предметы. Как и у кошачьих, у лемурув меткой может также служить моча, которой они натирают свои подошвы.

У ленивцев, видимо, вследствие их обыкновения висеть и передвигаться кверху брюхом, пахучие железы расположены вдоль спины, секрет остается на ветках и листьях, которые они задевают.

Сильное возбуждение — шум, испуг, появление врагов или соперников — стимулирует у многих животных активное выделение мускуса или секрета пахучих желез. Особенно активно функционируют пахучие железы в период размножения, что сопровождается интенсивным передвижением животных и маркировкой территории.

Имеется еще одна важная функция мускусных запахов, о которой мы кратко упомянули, — защитная или отпугивающая. При этом эффективность отпугивания настолько велика, что могут даже страдать обоняние и зрение нападающих, как, например, бывает с собаками, нападающими на росомаху.

Остановимся коротко на водных животных. Рыбы выделяют в окружающую среду через кожу огромное количество разных соединений, причем их количественный и качественный состав создает в воде запах, специфичный для этого вида. Если рыба или стая рыб находится в спокойном состоянии, то они оставляют после себя в воде дорожку запаха, который будет указателем для сородичей. Если же рыба подвергается нападению хищника, то из ее кожи при повреждении выделяется вещество «тревоги», почувствовав которое, другие рыбы тут же обращаются в бегство. Такой же эффект наблюдается, если опустить в воду кусок шкуры морского млекопитающего — котика, морского льва или медведя. Все эти хищники питаются рыбой, медведи — преимущественно во время нереста, поэтому их жертвы отлично распознают в ничтожной концентрации — 1 : 80 000 000 000 «фактора звериной шкуры».

Рыбы столь же хорошо улавливают запахи опасных для них хищников, постоянно живущих в водоеме, — щуки, судака, сома. Необходимо отметить, что запахи в воде сохраняются более стойко, чем в воздухе, и, следовательно, обладают более длительным действием.

Чрезвычайно развитое обоняние рыб помогает им в толщах океанской воды уловить едва слышный запах родного дома, тех мест — верховьев горных речек, ручьев, водоемов, где они вышли из икринки на свет. Поймав этот запах, огромные стаи лососевых рыб начинают двигаться на нерест, входят в устья рек, поднимаются вверх, преодолевая, казалось бы, немыслимые препятствия, пороги, камни, водопады, и приходят в родные места, где и оставляют икру. Даже если по берегам реки построены предприятия, стоки которых уходят в воду, по реке курсируют суда или происходит лесосплав, то и это не мешает рыбам улавливать в океане за много десятков и даже сотен километров от побережья «родной» запах, облегчающий им ориентировку и возвращение «домой».

Столь же чувствительны рыбы к запаху своей добычи, пищи. Взять хотя бы акул — свирепых, кровожадных, почти всегда голодных хищников. Зрение у них слабовато, они живут в мире запахов и вибраций: и к тому, и к другому они поразительно чувствительны. Известен случай, когда акула, за которой наблюдали, почувствовала в море запах крови с расстояния двух километров и начала двигаться по нему. На этот запах обычно очень быстро собирается много акул, которые буквально впадают в неистовство, вцепляются зубами даже в весла, борта лодок и другие несъедобные предметы, которые, кстати, по этой причине находят часто в их желудках.

Акулы, содержащиеся в бассейне, впадали в крайнее возбуждение, когда в их бассейн подавали воду из другого бассейна, где перед этим даже сравнительно недолго находились другие рыбы.

Пресноводные рыбы не менее чувствительны к запахам, чем морские. Караси чувствуют кумарин в концентрации $1 \cdot 10^{-17}$ частей воды, угри улавливают ионон в концентрации $5 \cdot 10^{-15}$, а фенилэтиловый спирт в невероятно малой концентрации — $1 \cdot 10^{-18}$ частей воды. Если прикинуть, то получается, что угорь почувствует ложку фенилэтилового спирта, растворенную в целом Ладожском озере!

Таким образом, видно, что рыбы-жертвы не так уж плохо вооружены против рыб-хищников своей великолепной чувствительностью к «вражеским» запахам.

В море все время держатся дорожки запахов. Их прокладывают морские млекопитающие — киты, дельфины, гринды, косатки и т. д. Они служат ориентирами для миграций, помогают найти особей своего вида, возможно, способствуют объединению в стаи, указывают на присутствие добычи. Даже если дельфины находятся в бассейне, куда поступает морская вода, то благодаря поступающим с ней запахам они узнают о многих происходящих на воле событиях.

Для наземных млекопитающих запах добычи — важнейший запах, сулящий им жизнь и благоденствие. От того, насколько они чутки, зависит продолжение их рода. В мире запахов живут, например, слепые хищники — кроты, которые начинают прокапываться к своей добыче — дождевым червям, почувствовав их запах через полутораметровый слой почвы.

Запахи пищи по-разному привлекают различных зверей. На этом основано использование приманок в охотничьем хозяйстве. Приманки подбирают часто «индивидуально», для отдельных видов, естественно, бывают и приманки, притягательные сразу для целого ряда видов. Как пишет С. А. Корытин, жиры и их запахи привлекают многих животных, в основном хищников и грызунов. Представители семейства куньих хорошо реагируют на запахи несвежих яиц, как и медведи, они очень любят запахи меда, сахара, варенья. По-видимому это пристрастие возникло из того, что, лазая по деревьям, эти животные могли доставать мед диких пчел. Лисицы из многих предлагавшихся им запахов предпочитали мускусы, например, мускусы норок, бобров, росомех, затем уже шли запахи продуктов разложения мяса, жира и т. д. Представители семейства кошачьих — рыси, леопарды, ирбисы, камышовые коты, каракалы сильнее всего, как давно известно, реагируют на валериану.

Когда подсчитали видовой спектр животных, отловленных на приманки, то оказалось, что на запахи продуктов разложения мяса поймано 13 видов, на запахи мускуса норки — 8, мускуса бобра — 7, на запах мочи лисиц и песцов — по 2 вида. Это естественно, так как среди хищников широко распространено питание падалью, к тому же начальное разложение придает мясу с точки зрения

животного чрезвычайно привлекательный вкус и запах. Вспомните, что медведь, как правило, заваливает крупную добычу ветками, мхом, листьями и возвращается к ней дня через 2—3, когда она уже «с душком».

Запахи мускусов делают зверей нервными, напряженными, мирно живущие пары вдруг начинают драться между собой. Так, наблюдалось, что бобры, попавшие в новый вольтер, где остались запахи от прежних обитателей, часто затевали драки, хотя раньше жили мирно.

Но есть в мире животных запахи, которые по своей привлекательности затмевают все другие, даже запахи пищи. Это — запахи, выделяемые особями противоположного пола, чаще самками, называемые половыми аттрактантами и привлекающие в основном самцов. По чувствительности к этим запахам наземные животные держат все рекорды.

Самка бабочки сатурнии находилась в маленькой клеточке в замкнутой комнате загородного дома. Утром около нее в той же комнате обнаружили 125 самцов, проникших через дымоход старой печки. Когда же сделали специальный опыт, отвозя самцов на разные расстояния, то получили поразительный результат: самцы явились на запах аттрактанта с расстояния 5, 8 и в одном случае даже 11 км. Пробовали подсчитать, сколько же молекул пахучего вещества будет находиться в кубическом метре воздуха на таком расстоянии, если даже всю пахучую железу самки вывернуть наружу, и получили ответ — не более одной молекулы. Конечно, в природе идеального распределения запаха не будет, но тем не менее самец способен почувствовать десятки или сотни молекул, и не только почувствовать, а и определить правильное направление движения к источнику запаха.

Самцы непарного шелкопряда и бабочки-глазчатки тоже находили самок с расстояния немного меньшего, чем бабочки сатурнии. Самки некоторых бабочек распространяют свой запах полового аттрактанта не постоянно, а в определенные часы. Так, самки бабочки лобезия посылают свои «сигналы» с 9 вечера до полуночи, самки бабочки гелиотис, наоборот, рано утром и до восхода солнца. По-видимому, с этим временем связана и наибольшая активность самцов. И многие другие насекомые вырабатывают в специальных железах половые аттрактанты.

Половые аттрактанты, как мы говорили, обладают огромной активностью даже совершенно в ничтожных концентрациях. Самцы таракана реагировали на присутствие запаха, создаваемого всего 30—40 молекулами вещества (10^{-14} мкг) — невероятно малой концентрацией.

В связи с этим установление формулы полового аттрактанта было для ученых фантастически трудной задачей. Но они вступали на этот долгий и во многом неблагодарный путь. С одной стороны, ими двигала жажда научной истины, которая тем сильнее, чем трудней задача, а с другой, они хорошо представляли себе, по-видимому, важнейшие теоретические и практические следствия из работ.

Так, коллективу, возглавляемому немецким биохимиком Бутенандтом, пришлось проработать 20 лет, чтобы установить природу полового аттрактанта самки тутового шелкопряда. Опыты проводились на 313 000 самок, было проведено множество химических операций. Результатом гигантской работы явилась крохотная, около 4 мг весом, капелька чистого вещества, названного исследователями бомбиколом. Он вызывал возбуждение у самцов в невероятно малой концентрации — 10^{-18} г/мл!

Около 30 лет потребовалось другому научному коллективу чтобы, обработав 500 000 самок, установить природу полового аттрактанта, названного диспарлуром, непарного шелкопряда. Одна самка вырабатывает всего 0,1 мг диспарлура, казалось бы, немного, но оказывается, что и это делается с большим запасом: такого количества достаточно, чтобы привлечь около 1 млн. самцов.

Помимо чисто научного интереса, эти работы привели к важнейшим практическим результатам. Например, установив формулу аттрактанта, химики смогли его синтезировать, и он тут же был применен для борьбы с таким опасным вредителем, как непарный шелкопряд — им приманивали самцов и отлавливали их.

Но если половые аттрактанты можно назвать веществами «дальнего» действия, то при сближении животных начинают действовать половые запахи «ближнего» действия, о которых стало известно позже, чем об аттрактантах, сравнительно недавно, которых интенсивно изучают сейчас и называют «афродизиаки» и «анафродизиаки». Афродизиак — это вещество стимулирующее, повышающее половую способность или подготавливающее противоположный пол к проведению полового акта. Ана-

фродизиак, наоборот, подавляет, понижает сексуальные способности партнера. Воздействие их происходит очень тонко и незаметно, но вызывает значительные модификации поведения животных. Они нормализуют, таким образом, процессы размножения, что служит на пользу вида.

У тех же насекомых действие афродизиака совершенно различно для каждого пола: у самки двигательная активность, как правило, снижается, она принимает позу для спаривания и застывает в неподвижности, активность самца, наоборот, повышается, он быстро движется вокруг самки и пытается произвести копуляцию.

Скажем, если у тараканов афродизиаки самок летучи и действуют как запах, то выделяющиеся афродизиаки самца должны быть съедены самкой и повлиять через вкусовые рецепторы. На верхней стороне брюшка самца появляются афродизиаки, представляющие собой привлекательную приманку для самки, которая не заставляет себя ждать и, взобравшись на самца, поедает ее, после чего становится малоподвижной и располагается в удобной для копуляции позе. Самца таракана можно обмануть, подсунув ему вместо самки кусочек фильтровальной бумаги, пропитанный афродизиаком неоплодотворенной самки, в этом случае он также демонстрирует весь набор брачных поз.

По-другому осуществляется благодаря афродизиакам копуляция у бабочек данаид. Ухаживание самца начинается в воздухе. Он прижимает самку к земле и заставляет ее сесть, после чего продолжает интенсивно летать над ней. Из конца брюшка у него выдвигаются две щеточки, с которых буквально сыпятся на самку кусочки кутикулы, пропитанные афродизиаком, которые попадают и на антенны самки. Результат этих действий такой же — самка принимает позу, удобную для копулирования, и становится неподвижной.

Например, у молей афродизиака самца тормозит полет самки, что также облегчает копуляцию.

Действие анафродизиаков противоположно и преследует цель ослабления сексуальной активности партнера. Так бывает необходимо, когда самка оплодотворена и должна отложить яйца. У многих видов мух самки оплодотворяются только один раз в жизни, так как особые анафродизиаки, содержащиеся в половых продуктах самца, делают их невосприимчивыми к последующим

ухаживаниям других самцов. Если экстракт половых желез самца с анафродизиаками инъектировать неоплодотворенной самке, то она так и не будет реагировать на самцов. Необходимо отметить, что изучение анафродизиаков труднее, чем афродизиаков, потому что поведенческие реакции на них часто бывают скрытыми, неявно выраженными и растянутыми во времени.

Афродизиаки имеются также и у позвоночных животных, правда, тут сведения очень незначительны. Так, у рыб, по-видимому, афродизиаки могут выделяться яичниками. Было показано, например, что если к изолированному самцу бычка *Bathygobius sutorator* добавить в аквариум воду из аквариума, где находится икрная самка, то он реагирует на это поведением ухаживания, причем тот же эффект вызывает экстракт яичников. Сходные с насекомыми действия — возбуждение самца и неподвижность самки — оказывают афродизиаки на трионов.

Афродизиаки млекопитающих входят в очень сложные комплексы химической коммуникации, изучать которые крайне трудно вследствие их многообразности, зависимости от конкретных условий, индивидуальности и т. д.

Их можно разделить на две группы: вещества — стимуляторы сексуального поведения и вещества — затравки, которые вызывают в организме физиологические изменения, подготавливающие организм к сексуальной реакции. Впрочем, некоторые афродизиаки могут обладать одновременно эффектом и стимулятора, и затравки.

У мышей, например, вещества-затравки выделяются обоими полами и вызывают эндокринные сдвиги, повышающие сексуальную восприимчивость. При этом могут наблюдаться самые, казалось бы, необычные картины. Запах самцов (дистанционное действие) сильнейшим образом влияет на состояние самок, при этом не обязательно, чтобы самки видели самца: у взрослых бесплодных самок он вызывает и ускоряет эстрогенный цикл (эффект Виттена), у молодых самок раньше наступает половая зрелость, завершающаяся овуляцией и спариванием (эффект Вандерберга), а вот запах мочи самца у недавно оплодотворенных самок прерывает беременность и возвращает течку (эффект Бруса). Это, пожалуй, один из самых выразительных примеров действия афродизиаков у животных.

Вещества-стимуляторы сексуального поведения хоро-

шо известны у позвоночных животных. Следует лишь помнить, что это не те вещества, которые участвуют в метках и маркировках, а вещества, как уже говорилось, «ближнего действия», непосредственного контакта. Запах борова вызывает сексуальную реакцию у самок, заканчивающуюся спариванием, он же способствует появлению реакции у молодых животных. Самки, в свою очередь, во время течки особенно выделяют стимуляторы, сексуально действующие на самцов. Подобные вещества у копытных и хищных выделяются с мочой самок, на что самец также реагирует сексуальной стимуляцией. Обонятельные сигналы играют решающую роль в сексуальной восприимчивости и спаривании у приматов. Например, самки макака, у которых удалены яичники, никак не привлекали самцов, однако картина менялась, если самки получали ежедневные дозы эстрогенов (эстрадиола).

Есть ли афродизиаки у человека? На этот счет нет пока единого мнения. Одни ученые считают, что их нет совсем, другие считают их функцию рудиментарным признаком, третьи полагают, что афродизиаки у нас имеются и сохраняют значение в нашей жизни. Мы не имеем возможностей вдаваться в рассмотрение этого вопроса, в качестве примера можно лишь отметить, что у ряда народностей, особенно на Востоке, сохранился комплекс приемов, подчеркивающих и усиливающих естественные «женские запахи» с помощью особых протираний, отдушек и т. д.

Важную роль в жизни позвоночных животных играют анафродизиаки. Как уже отмечалось, у насекомых они делают самку невосприимчивой для повторной копуляции, так как самцы игнорируют ее после того, как при первой копуляции она метится отпугивающим секретом. Так наблюдалось, например, у подвязковой змеи. У млекопитающих, скажем у крыс, роль анафродизиака играет моча доминирующих самцов, с которыми происходило спаривание.

Мы видим, таким образом, что афродизиаки и анафродизиаки животных, обладая противоположным, тонким и зачастую весьма сложным действием, предохраняют при размножении от излишнего расхода энергетического материала — половых продуктов, делая в то же время гарантированным процесс оплодотворения, что эволюционно закреплено и приносит существенную пользу в существовании вида.

Эта чрезвычайно интересная сторона исследований запахов животных только начала развиваться, еще ничего не известно, например, о подобных запахах водных животных, не отработаны пока точные методы их исследования, но перспектива тут очень значительна и в теоретическом и в практическом отношении.

Коснемся коротко химии запахов. Как мы говорили, расшифровкой ряда половых аттрактантов занимались целые научные коллективы, возглавляемые видными учеными, и тут был достигнут наибольший успех.

Половой аттрактант самок тутового шелкопряда — бомбикол представляет, как установили химики, гексадиен-10, $\rightarrow \leftarrow$ 12-ол-1, непарного шелкопряда — диспарлур оказался цис-7,8-эпокси-2-метилоктадеканом.

Половой аттрактант американского таракана, который самцы чувствуют в фантастически малых концентрациях (в 3—4 десятка молекул), является 2,2-диметил-3-изопропиладен-циклопропил-пропионатом.

Матка обычной медоносной пчелы во время брачного полета окружена целым роем трутней, из которых только с одним произойдет копуляция, а остальные, как выяснили недавно, нужны будто бы лишь для того, чтобы обеспечить матке, кроме, так сказать, здоровой конкуренции, защиту от насекомых птиц. Матка выделяет в полете половой аттрактант, притягивающий к ней трутней, как магнит, и представляющий собой смесь пахучих веществ. Когда пчелы нападают на врага, то кроме ужаливания, они еще метят его содержащимся в жале изоамила-ацетатом, это побуждает других пчел кинуться в бой.

Мускус, о котором мы говорили, столь существенный для поведения млекопитающих, является, метил-циклопентадеканом и может, как важнейшая составная часть, входить в половые аттрактанты многих животных. Почти без примесей он содержится, например, у самца кабарги в мускусном мешке, из-за чего это животное сотни лет активно преследовали. Напоминают мускус экзальтон или циклопентадеканон, являющийся аттрактантом ондатры, и цибетон — циклогептадецен-9-он, аттрактант виверры.

Расшифрован и ряд отпугивающих веществ. Так, удушающий запах струи американского скунса, предназначенный для врагов, определяется меркаптаном.

Неприятный запах постельных клопов представляет

собой смесь нескольких альдегидов и п-тридекана. Жук-бомбардир, защищаясь от врагов, поднимает брюшко и мечет настоящую «бомбу», которая превращается в дымок с отпугивающим запахом, содержащим смесь 2-метил-1,4-хинона и парабензохинона, а вот другой жук выбрасывает обжигающие бомбы, начиненные йодом.

Хорошо известны отпугивающие вещества амфибий. На их действия, весьма сильно, как правило, преувеличенном, основаны поверья о том, что жаб нельзя брать в руки, а то будут нарывы, бородавки и т. д. На самом деле отпугивающие вещества жаб, саламандр, тритонов, выделяемые кожными железами, содержат биологически активные соединения (буфотоксин, саламандрин и др.), которые опасны скорее для мелких животных, чем для человека. Правда, в Южной Америке индейцы используют в качестве сильного яда для стрел кожные выделения амфибии — пятнистого древолаза.

Специфический запах человека, являющийся сугубо индивидуальным признаком, формируется из выделений потовых, апокриновых и жировых желез, и в появлении запаха участвует бактериальная микрофлора кожи, разлагающая выделяемые соединения и приводящая к участию в качестве компонентов запаха ненасыщенных жирных кислот (пропионовой, масляной, валериановой и др.), индолов, фенолов, скатолов. Таким образом, например, для собаки запах хозяина, который она не спутает ни с чем на свете, это запах сложной индивидуальной смеси многих веществ.

В мире растений запахи также играют важную и многообразную роль. Здесь их функции будут несколько иными, к информационной функции, столь распространенной в животном мире, прибавятся еще трофическая, регулирующая и токсическая. Посмотрим, как они осуществляются.

Информационная функция запахов биогенного происхождения (летучих фракций), собственно говоря, существует и в мире растений. Особенно распространена она у растений-энтомофилов. Мы уже говорили о пчелах, находящихся взятком по сладкому сахарному запаху медоносов. Для насекомых-опылителей распускают растения не только яркие, красочные, необыкновенных расцветок венчики цветов и соцветий, но и привлекают их запахами, обещающими вкусный нектар и сахаристые выделения. Информацию далеко разносят и пищевые запахи от до-

зревших плодов, ягод, перезревших фруктов, привлекая также большое количество животных, особенно насекомых. Летучие выделения растений в некоторых случаях могут выступать в качестве синергистов феромонов насекомых, например короедов.

Пищевая функция запахов в мире растений весьма важна, так как она подразумевает участие их в важнейших природных круговоротах. Упрощенно говоря, можно ли «съесть» запах? Как ни странно, оказывается, можно. Это могут делать, например, бактерии, помещенные в камеру с лучистыми грибами актиномицетами, которые растут, используя запах грибов в качестве единственного источника органического питания, запах при этом по мере роста бактерий исчезает.

Известный советский ученый Н. Г. Холодный в 40-х годах высказывал мнение о том, что запахи высших растений играют роль своеобразных «атмосферных витаминов», которые растения могут воспринимать кончиками листьев, стеблей, усиков, корней и присутствие которых очень благоприятствует их жизни. Сейчас некоторые ученые также приписывают запахам высших растений роль соединений, активирующих или ингибирующих метаболизм. Если мы обратимся к водным растениям — водорослям и цианобактериям, то пищевая функция выделяемых ими метаболитов, среди которых присутствуют и летучие и многие из которых обладают выраженным запахом, выступает тут весьма отчетливо. Водоросли выделяют в окружающую среду значительное количество углеводов, азотсодержащих, липидных соединений, органических кислот, витаминов и т. д. Важно то, что водоросли в природе живут в комплексах с бактериями, которые являются потребителями определенной части выделяемых веществ и, в свою очередь, продуцируют соединения, поглощаемые водорослями. При этом водоросли и бактерии находятся в самом начале, фундаменте трофической цепи океана, идущей через зоопланктон, моллюсков, рыб до морских млекопитающих, влияют на все эти звенья, определяя их количественный уровень. Учитывая, что водоросли ежегодно дают 70—75% всего органического вещества, фотосинтезируемого на нашей планете, легко понять их значение для существования жизни.

Мы говорили о запахах цветов, но наземные растения выделяют, кроме этого, в воздух большое количество летучих метаболитов, также обладающих запахами. Напри-

мер, только эфиромасличные растения земли дают в воздух годовую продукцию в 175 млн. т эфирных масел. Но это далеко не исчерпывает всю продукцию наземных растений.

Летучие метаболиты растений, как сильно, так и слабо пахучие, создающие естественный иммунитет к болезням и вредителям, обладающие бактерицидными, фунгицидными, инсектицидными действиями — защищающие от бактерий, грибов, насекомых и других вредителей, называются фитонцидами. Учение о фитонцидах основал в 30-х годах советский ученый Б. П. Токин. С тех пор оно получило широкое распространение. Фитонцидная активность свойственна очень многим растениям, при этом количественный и качественный состав фитонцидов видоспецифичен, продукция их зависит от эколого-физиологических условий, они играют важную роль в существовании наземных биоценозов.

Гектар лиственного леса выделяет в сутки в воздух в виде фитонцидов до 2 кг летучих органических соединений, хвойного — до 5 кг, а можжевельного — до 30 кг. Последней цифры хватило бы, чтобы полностью очистить воздух большого города от микробов.

Фитонциды обладают поразительно мощным биологическим действием. От летучих фитонцидов цитрусовых гидра гибнет через 7—8 мин, а сок цитрусовых, внесенный в каплю с инфузориями, губит их через доли секунды.

Фитонциды чеснока, издавна известного как «очищающее» растение, в течение 5 мин убивают такую устойчивую бактерию, как туберкулезная палочка. Не менее эффективны фитонциды лука, лавровишни, бузины, черемухи и многих других растений. Особенно интенсивно фитонциды выделяются в воздух поврежденными растениями (вспомните запах свежескошенной травы или сорванных листьев). Фитонциды некоторых южных растений — сумаха, марцинеллы, ясенца (неопалимой купины) настолько мощны, что в жаркий летний день могут дистанционно нанести сильный ожог человеку, не говоря уж о мелких животных. Хвойные породы фитонциды сотни и даже тысячи лет предохраняют от гниения, баллазирующее действие смол основано на их же свойствах.

Таким образом, учение о фитонцидах, объяснив многие наблюдения, известные с древнейших времен, имело

большой выход как в теорию, так и в практику. Фитонциды успешно применяют в сельском хозяйстве, в фитопатологии, применяли во время войны и потом в медицине для обработки гноящихся ран, лечения легочных, сердечных заболеваний и т. д.

Запахи низших наземных растений — грибов, актиномицетов, бактерий также могут на расстоянии убивать конкурентов, являясь как бы «биологическим оружием».

Токсины водорослей, выделяемые в воду, также зачастую обладают запахами и проявляют сильное биологическое действие на другие организмы в водоеме, особенно когда концентрация токсинов повышается. Отдельные виды водорослей могут при определенных условиях начать лавинообразно размножаться. Тогда возникает «цветение» воды, которая приобретает ядовитые свойства и источает сильные, неприятные запахи. «Цветения» опасны для рыб, птиц, многих водных обитателей и даже для человека. Некоторые токсины водорослей в настоящее время идентифицированы.

Летучие и водорастворимые соединения, выделяемые растениями, могут влиять на рост, развитие и размножение организмов. Еще в 30-х годах сообщили, что старая культура хлореллы выделяет в воду соединения, тормозящие рост бактерий. Выделения синезеленых водорослей оказывают тормозящее действие на развитие яиц амфибий. Метаболиты, например, манника сильно действуют на рост и развитие беспозвоночных животных.

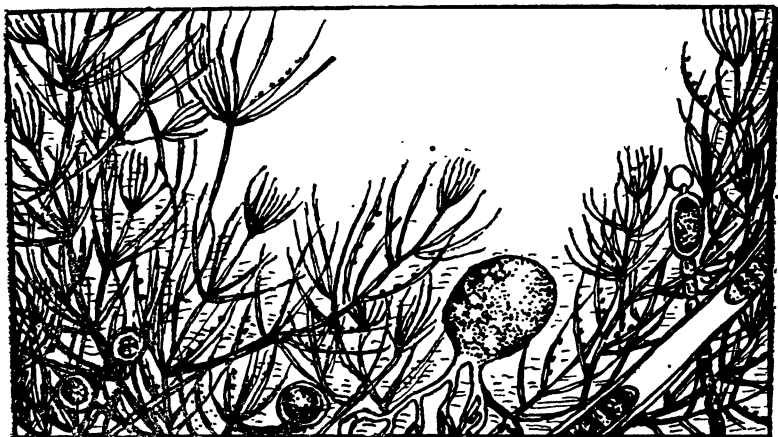
Таким образом, мы видим, что запахи биологического происхождения играют огромную, в ряде случаев определяющую роль в жизни животных и растений. Для изучения механизмов действия, химической идентификации и подробного исследования запахов существуют значительные методические трудности, однако они будут, несомненно, преодолены с разработкой новых и современных, а также совершенствованием известных точных методов исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Летучие биологические активные соединения биогенного происхождения. М., Изд-во МГУ, 1971.

Райт Р. Х. Наука о запахах. М., Мир, 1966.

Токин Б. П. Целебные яды растений. Л., Лениздат, 1967.



Цианобактерии — особенности, структура и функции

М. В. Гусев,
доктор биологических наук,

Н. Н. Кирикова,
кандидат биологических наук

Синезеленые водоросли, или цианобактерии, как их предложено сейчас называть, представляют собой древнейшую уникальную в морфологическом и физиологическом отношении группу микроорганизмов. Многие свойства синезеленых водорослей (фиксация азота, прижизненные выделения органических веществ, особый тип фотосинтеза) определяют ту своеобразную и чрезвычайно важную роль, которую многочисленные представители этой группы играют в почве и водоемах. В последнее время цианобактерии стали объектами исследований биохимиков и физиологов, гидробиологов и микробиологов, генетиков и земледельцев, специалистов по космической биологии.

Значение цианобактерий в природе велико и неоспоримо. Это — пионеры жизни, способные к существованию в крайних условиях, порой неприемлемых для прочих

живых существ. Это — обогатители почв и вод связанным азотом. Это — специфически вредные, ядовитые обитатели водоемов.

Микроорганизмы, объединяемые под названием «синезеленые водоросли», включают целый мир (свыше 1600 видов) разнообразных одноклеточных, колониальных и нитчатых форм, сходных между собой по ряду существенных признаков (прокариотное строение клетки, специфические пигменты).

Удивительные свойства, присущие некоторым синезеленым водорослям, проявляющиеся в их способности к жизни в разнообразных, порой, казалось бы, невыносимых условиях, направляли исследователей на поиски необычных структур, центроболитов и биохимических механизмов, отличающих эти необычные формы от прочих живых организмов, в том числе и от более «банальных» видов цианобактерий. В результате этих поисков показано, что хотя цианобактерии и обладают иногда существенными особенностями, отличающими их от других организмов, эти отличия не противоречат теории биохимического единства жизни. Стало ясно также, что типовое единство синезеленых водорослей (Cyanophyta) основано на следующих трех признаках, проявляющихся у всех без исключения представителей этого типа.

1. Все цианобактерии способны осуществлять фотосинтез с выделением кислорода, что отличает их от фотосинтезирующих бактерий, для которых характерен своеобразный тип фотосинтеза: протекает в анаэробных условиях, не сопровождается выделением кислорода.

2. Пигментный аппарат цианобактерий включает наряду с хлорофиллом и каротиноидами билихромопротейды (водорастворимые пигменты красного или голубого цвета), поглощающие свет в области 540—630 нм, их наличие определяет некоторые уникальные свойства цианобактерий.

3. Структурная организация клетки цианобактерий настолько своеобразна, что некоторые исследователи предлагают выделить Cyanophyta в особое царство живого мира. Клеточные структуры Cyanophyta несут на себе печать древности — они архаичны и менее гетерогенны, чем у других водорослей. У цианобактерий отсутствуют некоторые органеллы, ответственные за определенные физиологические функции у растений, например, оформленное ядро. Особенности структуры клетки отра-

жаются и на физиологических свойствах представителей *Cyanophyta*.

Первоначальные исследования строения и химического состава клеток цианобактерий были выполнены с помощью световой микроскопии и микрохимических реакций. В результате этих исследований возникло представление о диффузном строении протопласта цианобактерий.

На протяжении последних лет строение клетки цианобактерий было изучено с помощью новейших методов цитохимии, электронной микроскопии, фазовоконтрастной микроскопии, ультрацентрифугирования. Все эти исследования показали, что о диффузном строении протопласта цианобактерий не может быть и речи. Как в окрашенной периферической части клетки, так и в бесцветной, центральной были обнаружены совершенно определенные структурные элементы.

Некоторые исследователи полагают, что строение клеток синезеленых водорослей сходно со строением бактериальных клеток, и предлагают разграничивать следующие составные части их: 1) нуклеоплазму, 2) рибосомы и прочие цитоплазматические гранулы, 3) фотосинтетические пластины, 4) клеточные оболочки.

Однако во многих других работах, выполненных также на современном уровне, придерживаются разделения протопласта клеток *Cyanophyta* на центральную часть — центроплазму и окрашенную периферическую часть — хроматоплазму, окруженную оболочками. Строение центроплазмы — аналога ядра у синезеленых водорослей — близко к идентичным структурам бактериальных клеток и существенно отличается от того, что имеется в клетках с оформленными ядрами. К сожалению, пока мало изучено химическое строение компонентов центроплазмы *Cyanophyta*.

Хроматоплазма занимает периферическую область протопласта синезеленых водорослей. В ней сосредоточены пигменты. Долгое время существовало представление о диффузном распределении пигментов в хроматоплазме *Cyanophyta*, что существенным образом отличало их от прочих фотосинтезирующих организмов, пигменты которых сосредоточены на пластинчатых структурах внутри специальных органоидов — хлоропластов (у высших растений и водорослей) или хроматофоров (у фотосинтезирующих бактерий). Теперь общепризнано, что основными

структурными элементами хроматоплазмы являются определенным образом организованные пластинчатые (ламеллярные) образования. Толщина и расположение этих пластин у разных видов синезеленых водорослей различны.

Помимо фотосинтетических ламеллярных структур в периферической области протопласта цианобактерий находят и бесцветные структурные элементы: рибосомы, цианофициновые зерна, различного рода кристаллы (например, кристаллы гипса).

Протопласт цианобактерий отделен от внешней среды несколькими слоями преград. Внутренняя клеточная мембрана непосредственно примыкает к протопласту одной своей стороной, а другая сторона ее соприкасается с двухслойной клеточной оболочкой, пронизанной порами. Над оболочкой располагается внешняя клеточная мембрана, которая имеет волнообразный вид; ее гребни касаются чехла, расположенного снаружи клетки, а впадины через поры оболочки соединяются с внутренней клеточной мембраной. Оболочка клетки синезеленых водорослей дает реакции на целлюлозу, но главные ее компоненты — слизевые полисахариды и пектиновые вещества. Самая внешняя преграда, окружающая клетки цианобактерий, — клеточный чехол, состоящий из нескольких слоев тонких переплетающихся волокон. Клеточный чехол не связан с клеточной оболочкой. Многие формы цианобактерий образуют еще истинный чехол, слизистый по консистенции. Трихомы (совокупность клеток, объединенных в цепочку) и в особенности малоклеточные фрагменты, так называемые гормогонии, могут выскальзывать из своих истинных чехлов. Отдельные части слизистых истинных чехлов иногда отделяются от трихомов и могут быть приняты за выделения цианобактерий, помимо этого некоторые цианобактерии выделяют в окружающую среду значительные количества веществ, не связанных происхождением с истинным слизистым чехлом. Вероятно, определенную роль в этом играют поры, имеющиеся в клеточных оболочках цианобактерий.

Протоплазма *Cyanophyta* находится в состоянии геля, обладающего высокой степенью вязкости, и не обнаруживает видимого движения в отличие от протоплазмы большинства других организмов. В здоровых клетках синезеленых водорослей отсутствуют обычные вакуоли, но имеются необычные образования, так называемые газо-

вые вакуоли. Это — газовые пузырьки, отграниченные от протоплазмы липоидной мембраной. Наличие газовых вакуолей — уникальный признак *Cyanophyta*. У цианобактерий обнаружены заполненные гомогенно-серым веществом включения, называемые ранее полиэдральными телами. Недавние исследования показали, что в них у цианобактерий, так же как и у хемосинтезирующих бактерий, локализованы рибулесодифосфаткарбоксилазы, поэтому теперь их предложено называть карбоксисомами. Химический состав клеток изучен у сравнительно немногих видов цианобактерий.

По степени изученности физиологических особенностей различных видов *Cyanophyta* их можно разделить на три группы. В первую группу входят хорошо изученные виды. Во вторую — виды, у которых хорошо изучена лишь какая-нибудь одна сторона метаболизма (например, метаболизм азота, образование токсинов и т. д.). К третьей группе могут быть отнесены около 50 видов цианобактерий, слабо физиологически изученных: информация о них случайна и разрозненна, по существу, о них ничего не известно.

Несмотря на неравномерность и недостаточность изучения различных представителей *Cyanophyta*, в настоящее время ясно, что на фоне общих типовых признаков у отдельных видов имеется разнообразие некоторых физиологических свойств. Среди цианобактерий есть автотрофы (единственный источник углерода для построения всех веществ клетки — углекислота), гетеротрофы (источник углерода для конструктивного метаболизма — органические соединения углерода) и миксотрофы, чередующие автотрофию и гетеротрофию, азотфиксаторы и виды, не способные к азотфиксации, термофилы и мезофилы, токсикообразователи и виды, не выделяющие токсических веществ, и т. д.

Имеющаяся в настоящее время информация делает возможной физиологическую группировку цианобактерий. Основной вопрос, возникающий при сравнительно-физиологическом исследовании любых организмов, — это вопрос об источнике энергии, используемом изучаемыми объектами для своей жизнедеятельности, т. е. в конечном счете вопрос о типе реакций, приводящих к образованию легкомобилизуемых соединений с макроэргическими связями.

Какие же типы энергетических процессов характерны для представителей *Cyanophyta*? Поскольку конструктивный метаболизм неразрывно и иногда специфически связан с энергетическими процессами, мы рассмотрим их параллельно.

Не вызывает сомнений способность всех видов *Cyanophyta* к осуществлению фотосинтеза, т. е. к синтезу всех веществ своей клетки за счет энергии света. Это утверждение основано на том бесспорном факте, что все пигментированные цианобактерии превосходно развиваются на свету в среде, где единственным источником углерода служит углекислота — предельно окисленное соединение углерода, и не развиваются в присутствии одного лишь этого источника углерода в темноте.

Цианобактерии способны жить за счет трансформированной энергии света, т. е. вести фотосинтетический образ жизни. Очевидно, что трансформация световой энергии в химическую происходит там, где находятся пигменты.

Фотохимическая активность цианобактерий локализована в периферической области протопласта. Там в ламеллярных образованиях сосредоточены пигменты, восстановительные ферментные системы и метакроматические зерна, содержащие фосфаты. Фотосинтетическое фосфорилирование, а весьма вероятно и другие первичные реакции фотосинтеза цианобактерий, связаны с пигментами, находящимися внутри ламелл (хлорофилл и каротиноиды) или вблизи от них (билихромопротеиды).

Пигментный аппарат цианобактерий состоит из различных у разных видов комбинаций пигментов, относящихся к трем группам — хлорофиллы, билихромопротеиды и каротиноиды. Эффективность пигментного аппарата цианобактерий обеспечивается его чрезвычайной лабильностью: как состав пигментов, так и их количественное содержание могут резко меняться в зависимости от условий освещения, наличия тех или иных веществ, определяющих образ жизни (энергетические и конструктивные процессы) цианобактерий.

Хлорофилл «а» обнаружен у всех исследованных видов цианобактерий. Количественное содержание хлорофилла «а» в клетках цианобактерий различно у разных видов и зависит от условий культивирования. Хлорофилл, характерный для зеленых водорослей и высших

растений, не обнаружен в клетках *Cyanophyta*. Обязательное наличие одного или нескольких билихромопротеинов является типовым признаком *Cyanophyta*. Пигменты этого типа встречаются, в отличие от хлорофиллов, не у всех фотосинтезирующих организмов. Билихромопротеиды — водорастворимые белковые пигменты красного или голубого цвета, сильно флюоресцирующие. Хромовые группы билихромопротеинов — фикобилины, производные тетрапиррола — связаны с белком типа глобулина. Изучение структурной организации фикобилинов показало, что они локализованы в особых образованиях, названных фикобилисомами. Наличие фикобилисом — характерная особенность организмов, образующих фикобилиновые пигменты.

У цианобактерий встречаются и были выделены в кристаллическом виде три билихромопротеида: С-фикоцианин; С — фикоэритрин; аллофикоцианин. По способности к синтезу С-фикоэритрина разные виды *Cyanophyta* различаются между собой. Наличие такой способности дает возможность клеткам поглощать свет в той области спектра, которую наименее используют все другие фотосинтезирующие микроорганизмы. Таким образом, появление способности к образованию С-фикоэритрина равнозначно возникновению дополнительного энергетического источника. Помимо цианобактерий, билихромопротеиды обнаружены у красных водорослей и некоторых криптоноад.

По составу каротиноидов цианобактерии также выделяются среди всех фотосинтезирующих организмов. У цианобактерий обнаружены три основных каротиноидных пигмента: β -каротин, эхиненон и миксоксантофилл. Последние два пигмента не обнаружены у каких-нибудь других представителей растительного мира. В дополнение к этим трем пигментам у ряда видов *Cyanophyta* обнаружены и некоторые другие каротиноидные пигменты: афаницин; зеаксантин; осциллоксантин и лютеин.

Благодаря уникальному и лабильному составу пигментов цианобактерии способны к поглощению света различных длин волн.

Главная функция пигментного аппарата цианобактерий — осуществление двух фотохимических реакций в системах билихромопротеиды — хлорофилл, по-видимому, защищенных от избытка окислителя каротиноида.

Основные фотосинтетические пигменты, поглощая кванты света, возбуждаются и становятся местами начала электронного транспорта, в результате которого и образуется «ассимиляционная сила» — АТФ и богатые энергией восстановители. Электронный транспорт приводится в движение двумя фотохимическими реакциями, осуществляющимися последовательно. Одна фотохимическая реакция осуществляется пигментной системой II, в которой у цианобактерий преобладают билихромопroteины. Побочная сторона этой фотохимической реакции — стехиометрическое выделение из воды кислорода (весь свободный кислород атмосферы Земли, по-видимому, выделился в результате этого «побочного» процесса). Другая фотохимическая реакция осуществляется пигментной системой I, в которой преобладает хлорофилл «а».

Помимо нециклического транспорта электронов в фотосинтетических органеллах возможен и другой вариант — циклический транспорт электронов. Конечный результат этого вида электронного транспорта является лишь образование АТФ — циклическое фотофосфорилирование. В этом случае имеет место только одна фотореакция — в пигментной системе I. Фотохимическая реакция в пигментной системе II, связанная с мобилизацией электрона гидроксила воды и обуславливающая выделение кислорода, по-видимому, впервые в процессе эволюции появилась у древнейших цианобактерий.

Ассимиляционная сила, полученная в результате трансформации световой энергии и аккумулированная в виде АТФ и восстановителей, используется для процессов синтеза клеточных веществ. Фотосинтез, осуществляемый при координированном функционировании двух фотосистем и сопровождающийся выделением кислорода из воды, стал одним из основных типов энергетического метаболизма у высших форм жизни и в настоящее время занимает доминирующее положение в энергетической системе живого мира.

Восстановительный путь углерода углекислоты в фотосинтезе цианобактерий изучен чрезвычайно фрагментарно и на небольшом количестве объектов. Имеются основания полагать, что у цианобактерий этот путь может быть связан с реакциями цикла Кальвина. Рибулзодифосфаткарбоксилаза, ключевой фермент цикла Кальвина, обнаружена в клетках цианобактерий в значитель-

ных количествах. Показано также наличие основных реакций этого цикла.

Помимо фотосинтетической ассимиляции углекислоты у цианобактерий обнаружена фиксация CO_2 на фосфоенолпирувате с образованием C_4 -дикарбоновых кислот. Согласно полученным недавно экспериментальным данным не исключена возможность фиксации углекислоты цианобактериями через восстановительный цикл карбоновых кислот.

Могут ли цианобактерии вовлекать в фотосинтетический цикл углерода соединения, более восстановленные, чем углекислота, и содержащие несколько атомов углерода? Косвенным доводом в пользу возможности осуществления на свету такого метаболизма служит наличие у ряда цианобактерий темнового окисления соединений углерода. Кроме того, на свету возможна и непосредственная фотосинтетическая ассимиляция молекул органических соединений по типу, известному для фотосинтезирующих бактерий. По сравнению с использованием углекислоты это сопряжено с меньшими энергетическими затратами, так как органические вещества (сахара, органические кислоты, спирты) более восстановлены, чем CO_2 .

Итак, возможны две альтернативы: восстановительный путь использования цианобактериями различных углеродных соединений, связанный с непосредственным синтезом из них клеточных веществ (т. е. без окисления до углекислоты), или окислительный путь, связанный с распадом органических веществ на более мелкие фрагменты (вплоть до CO_2), которые и используются для синтеза. Однако фотогетеротрофный образ жизни цианобактерий изучен еще недостаточно.

Один или два источника энергии используют цианобактерии на свету? Все данные, имеющиеся на сегодняшний день, указывают на то, что у разнообразных по возможностям своего метаболизма цианобактерий при освещении используется лишь один источник энергии — свет. Полиглюкозид типа амилопектина, называемый иногда «крахмалом цианобактерий», — основное вещество, запасаемое в результате фотосинтеза многими цианобактериями внутри клетки. Источниками азота для конструктивного метаболизма цианобактерий могут служить разнообразные вещества: нитраты, соли аммония, органические соединения азота и молекулярный азот воздуха.

Способность к фиксации атмосферного азота, присущая многим видам *Cyanophyta*, делает их единственными на Земле организмами, сочетающими фотосинтез, идущий с выделением кислорода, и азотфиксацию. Эта наиболее совершенная автотрофность позволяет рассматривать азотфиксирующие цианобактерии как организмы, наименее зависимые от среды,—своего рода вершину в биохимической эволюции микроорганизмов. Среди цианобактерий, фиксирующих азот атмосферы, преобладают виды, приуроченные к наземным местам обитания или к условиям неустойчивой влажности. Наряду со свободноживущими почвенными *Cyanophyta* — азотфиксаторами обнаружены и симбиотические формы: шаровидные колонии *Nostoe punctiforme*. Найдены в клубеньках александрийского клевера вместе с обычными клубеньковыми бактериями. Многие азотфиксирующие цианобактерии образуют гетероцисты (пограничные клетки). Существует предположение, что функция гетероцист — локализация азотфиксации. Механизм фиксации молекулярного азота у *Cyanophyta* существенно не отличается от аналогичного механизма других азотфиксирующих микроорганизмов. Однако у ряда видов синезеленых водорослей, фиксирующих азот, в отличие от бактерий, не обнаружена гидрогеназная активность и, следовательно, нельзя провести корреляции между ней и фиксацией азота.

Темновые окислительные процессы у цианобактерий изучены еще недостаточно. Подавляющее большинство изученных видов цианобактерий не развивается в темноте ни при каких условиях.

Все цианобактерии (как способные к развитию в отсутствие освещения, так и не способные) поглощают в темноте кислород с разной степенью интенсивности. Цианобактерии более чувствительны к кислороду, выделяемому в процессе разложения воды, чем зеленые водоросли и высшие растения.

О наличии у цианобактерий каких-либо анаэробных энергетических темновых процессов пока ничего не известно. Все вышеприведенные сведения о метаболизме цианобактерий подтверждают представление об их чрезвычайном физиологическом разнообразии. Однако приверженность к определенному образу жизни закреплена достаточно прочно. Физиологическое разнообразие цианобактерий отражает эволюционные «пробы» различных возможностей жизни после достижения микроорганизма-

ми в процессе эволюции способности к наиболее совершенному образу жизни — фотосинтезу. Группа *Cyanophyta*, рассматриваемая многими исследователями как одна из древнейших (как с геологических, так и с эволюционных позиций), представляет собой живой «музей» физиологических и морфологических «проб».

Изучение их естественной классификации, несомненно, прольет свет на вопрос о путях эволюции физиологических функций в мире растений.

Для многих цианобактерий характерна способность к скользящему движению, что является важным отличием их от подвижных бактерий, имеющих жгутики, и от всех остальных организмов.

Многие виды цианобактерий способны переносить длительные неблагоприятные температурные воздействия. Ряд видов термофильны, т. е. специально приспособлены к жизни в условиях горячих вод. Некоторые термофильные и нетермофильные виды цианобактерий в течение нескольких недель способны сохраняться при температуре жидкого воздуха (-190°C).

Известно, что в горячих источниках цианобактерии — преобладающая форма жизни. Температурные оптимумы развития нескольких видов *Cyanophyta* выше 85°C .

Многие виды цианобактерий устойчивы к высушиванию. Тропические виды хорошо переносят период засыхания почв и в дождливый сезон возобновляют рост; наземные корочки или на скальные налеты цианобактерий в период кратковременного увлажнения растут, а остальное время живут в высушенном состоянии. Порой они не нуждаются в увлажнении почвы, и для активного роста им необходима лишь высокая влажность воздуха. Отмечен факт прорастания спор *Nostoe commune* после 87-летнего хранения в сухом состоянии в гербарии.

Развитие цианобактерий в культурах часто сопровождается выделением в культуральную жидкость разнообразных веществ. Химическая природа выделяемых веществ различна. Выделение этих веществ происходит в различные фазы роста водорослей и не связано с автолизом клеток (разрушением клеточной стенки при старении). Как уже указывалось выше, могут отделяться элементы слизистого чехла, окружающего трихомы некоторых видов цианобактерий. Такие выделения в основном состоят из слизевых полисахаридов и пектиновых веществ. Другая группа выделяемых соединений — азо-

тистые вещества (свободные аминокислоты, полипептиды и даже белки). Нередко вещества, выделяемые в культуральную жидкость цианобактериями, подавляют развитие микроорганизмов. Некоторые виды цианобактерий выделяют летучие вещества типа фитонцидов высших растений.

В период массового размножения в водоемах, так называемого «цветения», цианобактерии токсичны для беспозвоночных, рыб и домашних животных. Сообщалось о фактах отравления людей питьевой водой при массовом цветении цианобактерий.

Необычное строение протопласта, фотосинтез с участием необычных пигментов, азотфиксация, выделение разнообразных веществ в культуральную жидкость, пути использования органических веществ, своеобразное отношение к кислороду — все эти факты дают материал для новейших концепций сравнительной физиологии и биохимии.

Чрезвычайная устойчивость цианобактерий к неблагоприятным условиям, их удивительная нетребовательность к субстратам определяют их огромную роль как пионеров жизни в тяжелых биологических условиях. Цианобактерии — это основные и постоянные обитатели скал, тапиров, пустынь, голых пятен в тундре, арктических грунтов. Антарктида — царство цианобактерий, имеющих черную окраску, — приспособление к наилучшему использованию света. Во всех этих случаях жизнедеятельность цианобактерий ведет к изменению среды, кладет начало формированию почвы и ее плодородия. Цианобактерии обогащают почву органикой и азотом, способствуют разрушению минералов, выветриванию горных пород, изменяют физические свойства почвы, в частности, повышают ее водоудерживающую способность.

Практическое использование цианобактерий включает такие аспекты, как повышение плодородия почвы. Известно, что альгализация почвы рисовых полей азотфиксирующими *Cyanoophyta* значительно повышает урожай. Весьма перспективно массовое культивирование цианобактерий. По содержанию аминокислот *Cyanoophyta* можно приравнять к растениям, дающим наиболее ценные белковые корма. Успешное осуществление массовых культур цианобактерий позволит получать ряд ценных веществ, продуцируемых ими в процессе жизнедеятельности (аминокислоты, витамин B₁₂, пигменты и пр.). Воз-

можно использование цианобактерий при создании замкнутых экологических систем.

По современным представлениям эволюция живых существ на Земле началась после эпохи химической эволюции около 3—4 миллиардов лет назад. Первые живые существа, по-видимому, обитали в бескислородной среде, в океане органических веществ. Эволюция микроорганизмов на Земле шла в направлении к независимости от океана — среды. Вершиной этой эволюции явилась зеленая микроскопическая клетка, напоминающая ныне существующих цианобактерий. Эти микроорганизмы в наибольшей степени независимы от среды. Для построения всех клеточных структур, состоящих из сложных органических полимеров, цианобактериям необходимы только вода, углекислый газ, молекулярный азот, ничтожные концентрации серы, фосфора и металлов, а также солнечный свет. Все это практически встречается на земле повсеместно.

Решающий момент в достижении этой вершины эволюции микроорганизмов — впервые обретенная предками цианобактерий способность мобилизовывать для своих конструктивных процессов электроны воды. Использование воды в качестве донора электронов и протонов сопровождалось выделением в атмосферу молекулярного кислорода. С этого момента начался новый этап эволюции живых систем — уже в условиях «кислородной» Земли.

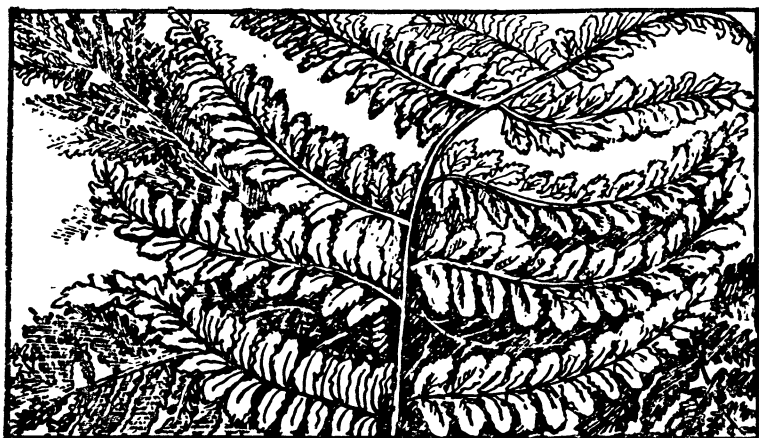
Этот этап эволюции привел к колоссальному морфологическому разнообразию живых существ на Земле. Но цианобактерии, судя по всему, мало изменились с тех далеких времен. Достигнутая ими предельная автотрофность, а возможно, и своеобразное строение протопласта, и консервирующие чехлы вокруг клеток — вот те факторы, которые сделали их неизменными на протяжении тысячелетий, древнейшими «живыми ископаемыми» на Земле.

ЛИТЕРАТУРА

Гусев М. В. Биология синезеленых водорослей. М., Изд-во МГУ, 1968.

Гусев М. В., Никитина К. А. Успехи микробиологии, 1978, с. 13, 30.

Гусев М. В., Никитина К. А. Цианобактерии (физиология и метаболизм). М., Наука, 1979.



Пыльца растений — неожиданный инструмент познания

Г. П. Галочка,
кандидат биологических наук

В истории науки мы встречаем много примеров, когда, казалось бы, незначительные или чисто теоретические ее направления неожиданно начинали играть важную роль в практической деятельности людей.

Таким примером является изучение морфологии пыльцы и спор у растений. Чтобы читателю было понятно, что же такое пыльца и споры, необходимо познакомиться с некоторыми особенностями в жизни растений и, прежде всего, со сменой поколений или циклами развития современных высших растений, что само по себе представляет немалый интерес.

К современным высшим растениям относятся моховидные, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные растения. У всех этих растений наблюдается четкая смена поколений, но лучше всего это явление рассмотреть на примере какого-либо представителя папоротников (рис. 1).

Наши папоротники — это в основном изящные многолетние травянистые растения, с крупными, обычно пе-

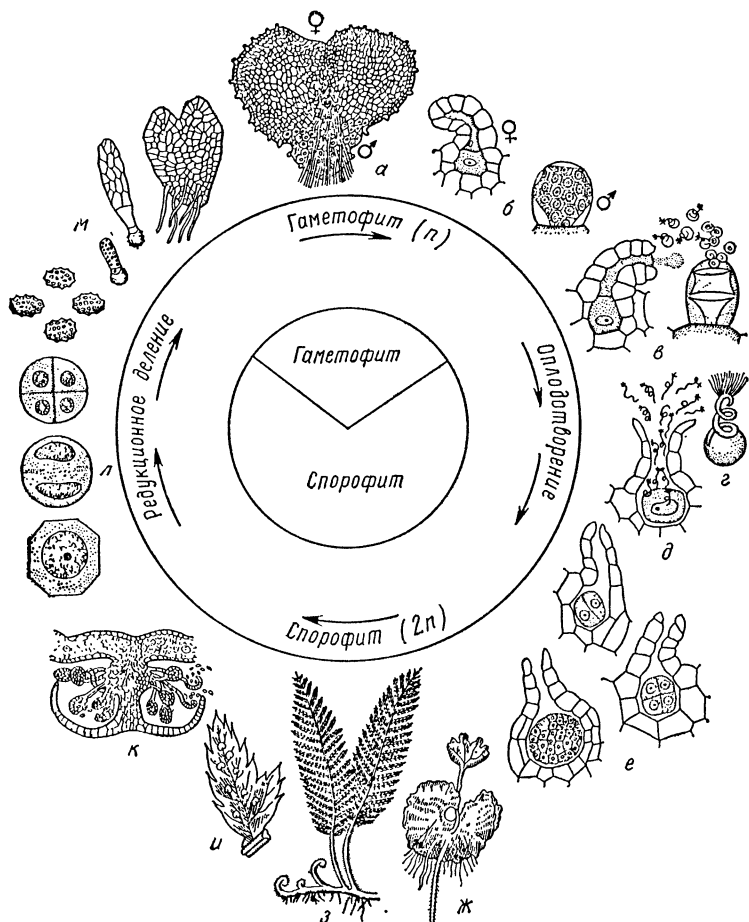


Рис. 1.

Цикл развития равноспорового папоротника *Dryopteris filix-mas*
(по Поддубной-Арнольди, 1958)

а — заросток с археологиями и антеридиями; б — архегоний (♀) и антеридий (♂); в — вскрывшиеся архегоний и антеридий; г — сперматозонид; д — вхождение сперматозонидов в архегоний; е — разные фазы развития зародыша; ж — молодой спорофит; з — взрослый спорофит; и — часть листа с сорусами; к — сорус со спорангиями в разрезе; л — развитие спор; м — прорастание спор; n — гаплоидный и $2n$ — диплоидный наборы хромосом

рестными листьями, растущие в тени деревьев в лесу. На конце, как правило, подземного стебля возникают улиткообразно свернутые листья. Каждой весной 3—4 листа полностью разворачиваются, образуя красивый ажурный бокал, как это мы видим у мужского папоротника. У других папоротников, например у орляка, образуется один очень красивый пересторассеченный лист. На нижней стороне листа у папоротников возникают образования, называемые спорангиями. Внутри этих спорангиев созревают клетки бесполого размножения — споры.

Споры возникают из материнских клеток спор после редукционного деления. Поэтому спора всегда имеет гаплоидный набор хромосом, тогда как любая клетка папоротника, включая и материнскую клетку спор, имеет диплоидный набор хромосом.

Созревшие споры высыпаются из вскрывшегося спорангия. Попадая на почву, при благоприятных условиях прорастают и дают начало новому поколению растения — заростку или гаметофиту. У большинства папоротников заросток — это сердцевидной формы зеленая пластинка, многослойная в средней части, однако довольно маленькая (редко превышает в поперечнике 0,5 см), без корней и листьев, прикрепляющаяся к почве при помощи ризоидов. На гаметофите возникают мужские и женские половые органы, мужские — антеридии, женские — архегонии. В антеридиях образуются мужские половые клетки (сперматозоиды), а в архегониях — женские половые клетки (яйцеклетки).

Таким образом, цикл высших растений состоит из двух ритмически чередующихся фаз или «поколений» — бесполого диплоидного спорофита и гаплоидного заростка или гаметофита, на котором развиваются половые органы.

В результате оплодотворения, т. е. слияния гаплоидной мужской гаметы с женской, образуется новая клетка с двойным набором хромосом (отцовским и материнским), называемая **зиготой**.

У высших растений в отличие от низших зигота дает начало многоклеточному зародышу. В результате роста и дифференциации зародыша развивается спорофит.

В цикле развития у папоротников преобладает стадия спорофита. Противоположное соотношение между гаметофитом и спорофитом мы наблюдаем у моховидных, например у зеленого мха.

В природе зеленые мхи, как правило, мелкие зеленые растеньица с нежными листьями: корни у мхов отсутствуют, и они прикрепляются к субстрату ризоидами. На вершинах вертикальных стеблей развиваются архегонии и антеронидии, в которых образуются яйцеклетка и сперматозоиды.

После оплодотворения из зиготы развивается спорофит мха, называемый спорогонием или коробочкой. Коробочка всегда существует не покидая гаметофит и часто питается только за счет последнего. Внутри коробочки образуется спорангий, в котором после редукционного деления развиваются споры.

Таким образом, цикл развития моховидных включает в себя как диплоидный спорофит (спорогоний), так и доминирующий у мхов гаметофит — сам мох, с которым мы встречаемся в природе.

У современных плаунов цикл развития сходен с циклом развития настоящих папоротников. Здесь также доминирует спорофит, а заросток мал и недолговечен, хотя и существует самостоятельно.

У большинства моховидных, плаунов и папоротников в спорангиях развиваются морфологически одинаковые споры. При прорастании они дают начало обоеполым заросткам или гаметофитам. Такие споры называются изоспорами, а растения изоспоровыми или равноспоровыми.

В природе однако встречаются растения, имеющие спорангии двух типов: микроспорангии, в которых развиваются микроспоры, и мегаспорангии, в которых образуются более крупные мегаспоры. Каждая микроспора дает начало одному мужскому гаметофиту, а каждая мегаспора дает начало одному женскому гаметофиту. В данном случае мы имеем дело с гетероспорией (разноспоровостью), а растения называются гетероспоровыми (разноспоровыми). К таким растениям относятся некоторые папоротники и плауновидные, а также все голосемянные и покрытосемянные растения.

Мхи, хвощи, плауны и папоротники размножаются бесполом путем при помощи спор, а голосемянные и покрытосемянные растения размножаются бесполом путем уже при помощи семян.

У голосемянных растений, примером которых может служить наша сосна или ель, микроспоры образуются в микроспорангиях или в пыльниках на мужских шишках,

Мужская шишка сосны состоит из чешуек с двумя прикрепленными снизу мешками-микроспорангиями. Чешуйка с микроспорангиями называется тычинкой.

Как и всякая спора при прорастании дает начало гаметофиту, так и у сосны микроспора, прорастая, дает начало мужскому гаметофиту. Причем прорастание мужского гаметофита у сосны и у других голосемянных происходит внутри оболочки микроспоры. Мужской гаметофит у голосемянных сильно редуцирован, на нем нет антеридий, а развивается антеридиальная клетка, образующая мужские гаметы.

Проросшая микроспора или мужской гаметофит и называется у голосемянных растений **пыльцой**.

У покрытосемянных растений мы встречаемся с таким образованием, как **цветок**. В цветке имеются тычинки. Каждое гнездо пыльника тычинки является микроспорангием. В микроспорангиях после редукционного деления материнских клеток микроспор образуются микроспоры покрытосемянных растений. Проросшая внутри своей оболочки микроспора превращается в сильно редуцированный (состоящий из двух клеток) мужской гаметофит или пыльцу.

Комплекс отраслей наук (в первую очередь ботаника), связанных с изучением пыльцевых зерен и спор, называется палинологией (от греч. *paline* — тонкая пыль и логия). Несмотря на то что споры и пыльцевые зерна имеют разнообразную форму и строение оболочек, они поддаются квалификации.

В основу квалификации спор и пыльцы положено расположение, характер и число апертур.

Апертурой (от лат. *apertura* — отверстие) называются те участки стойкой оболочки споры и пыльцевого зерна, которые благодаря своему строению приспособлены для выхода живого содержимого при их прорастании.

Апертуры могут быть или настоящими отверстиями или более утоньшенными участками оболочки. В природе встречаются и безапертурные пыльцевые зерна и споры. В случае наличия апертур последние подразделяются на борозды и поры.

Борозда — это такая апертура, когда ее длина превышает ширину более чем вдвое, а если длина равна ширине или превышает ее не более чем в 2 раза, то такая апертура называется порой. Имеются различные переходы между этими двумя апертурами. Борозда и пора —

простые апертуры. В природе встречаются и сложные апертуры, например бороздно-поровые.

В 1961 г. шведские ученые Эрдтман и Страка опубликовали морфологическую систему спор и пыльцевых зерен под названием «NPC — system» (N — number, число; P — position, положение; C — character, характер), базирующуюся на числе, положении и характере апертур.

Таким образом, характер апертур, их число и место расположения являются важным критерием классификации пыльцевых зерен и спор. Что касается их формы, то ее тоже можно описать как сфероидальную, продолговатую, эллипсоидальную и т. д., а размеры пыльцевых зерен и спор варьируют от 10 до 200 мк.

Оболочки (спородерма) спор и пыльцевых зерен состоят из двух слоев: наружного эндоспория (эскины) и внутреннего эндоспория (интины). Особое внимание уделяется прежде всего наружной оболочке, поскольку ее строение значительно сложнее и только она сохраняется при захоронении и минерализации.

Скульптурный орнамент поверхности спор и пыльцевых зерен очень разнообразен. На поверхности пыльцевого зерна находятся шипики и различные выросты самой разнообразной конфигурации. Сама поверхность под микроскопом выглядит как гладкая или сетчатая, или как ямчатая, гребенчатая и т. д.

Для многих пыльцевых зерен голосемянных растений характерно наличие воздушных мешков, способствующих распространению пыльцы на большие расстояния.

Оболочки пыльцы и спор состоят из чрезвычайно стойкого органического вещества — спорополленина, которое не разрушается при кипячении в сильных кислотах и щелочах и может выдерживать значительные давления.

Форма и размеры пыльцевого зерна и споры, строение оболочек, число, характер и расположение апертур весьма разнообразны, но постоянны у растений одного вида; а у представителей различных таксонов, как правило, тем более сходны, чем ближе их родство. Подобно отпечаткам пальцев людей по пыльце растения, можно отличить один вид от другого.

Особенно интенсивно начала развиваться морфология пыльцы и спор в последние десятилетия, когда на помощь ученым пришел электронный микроскоп.

В электронном микроскопе вместо видимого света используется поток электронов, а вместо объектива и оку-

ляра — магнитные катушки. В просвечивающем электронном микроскопе тонкий электронный луч, пройдя через изучаемый предмет или его тонкий срез, многократно расширяется с помощью магнитных катушек. Благодаря этому мы видим на специальном флюоресцирующем экране наш объект, увеличенный в несколько сотен тысяч раз. Вместо светящегося экрана изображение можно поместить на фотопластинку и получить снимок.

Так как длина волны электронного луча равна всего лишь $0,01 \text{ \AA}$, т. е. в 500 тыс. раз меньше, чем у видимого света, с помощью просвечивающего электронного микроскопа можно рассмотреть даже отдельные молекулы.

Используя трансмиссионный электронный микроскоп, специалисты палинологии изучают ультраструктуру оболочек спор и пылевых зерен, а также имеют возможность наблюдать развитие оболочки на разных стадиях.

К сожалению, как световой, так и электронный просвечивающий микроскоп имеют малую глубину резкости изображения и полученные с их помощью микрофотографии дают плоскостное изображение объекта, тогда как для проведения многих исследований и в нашем случае при изучении морфологии спор и пылевых зерен важно получить объемное изображение объекта.

Таковыми возможностями обладает растровый электронный микроскоп. В основу его работы положен телевизионный принцип развертки тонкого пучка электронов или ионов на поверхности исследуемого объекта.

Изображение может быть получено в отраженных или вторичных электронах. При этом методе фиксированный или специально высушенный биологический объект покрыт тонким слоем металла (чаще всего золота), отражаясь от которого, электрон попадает в приемное устройство, передающее сигнал в электронно-лучевую трубку.

Если с помощью просвечивающего электронного микроскопа можно изучить ультратонкие срезы или реплики, то растровый электронный микроскоп, обладая огромной глубиной резкости, позволяет получать стереоизображения и проводить наблюдения без дополнительной фокусировки при увеличениях от 20 до 150 000.

В настоящее время ни одна работа по морфологии пыльцы и спор не обходится без микрофотографий, полученных с помощью электронной микроскопии.

В природе непосредственно на оплодотворение расходуется лишь ничтожная часть от производимого растением количества пыльцы. Например, в султанах кукурузы находится до 50 млн. пыльцевых зерен, а с гектара лилий можно собрать до 30 кг пыльцевых зерен.

Благодаря своему малому размеру и весу пыльца переносится на огромные расстояния. Ее находят на горных вершинах и на дне глубочайших океанических впадин, во льдах Антарктиды и в пустынях, даже в нефти, добываемой из-под земли.

Ботаническим методом исследования, позволяющим определять таксономическую принадлежность растений по характерным морфологическим особенностям спор и пыльцевых зерен, является спорово-пыльцевой анализ. Спорово-пыльцевой анализ используется в археологии, медицине, товароведении, криминалистике, но особенно в геологии, геоморфологии и палеогеографии, где объектом исследования служат пробы осадочных пород, торфа, угля и т. п., из которых в результате специальной обработки извлекают захороненные в них пыльцу и споры.

Изучение остатков спор и пыльцы дает возможность судить о флоре определенного региона, существовавшего во время отложения вмещающих пород, а процентное соотношение пыльцы и спор дает возможность судить о растительности данного региона и соответственно о климате в данную эпоху.

Таким образом, изучая спорово-пыльцевые комплексы, выделенные последовательно из толщи отложений, мы имеем возможность проследить изменения в составе флоры и растительности, происшедшие за время осадконакопления.

Основоположниками спорово-пыльцевого метода в России были В. Н. Сукачев и В. С. Доктуровский. После усовершенствования методики выделения ископаемых пыльцы и спор, предложенной В. П. Гричуком, спорово-пыльцевой анализ стал применяться для исследования всех осадочных пород.

Для геологических исследований важным моментом является определение возраста отложений, где обнаружены полезные ископаемые. Очень часто толщи отложения не содержат макроостатков растений или животных, и они считались немymi.

Пыльца и споры почти всегда встречаются в осадоч-

ных породах. Выявление спорово-пыльцевых комплексов для толщ, содержащих полезные ископаемые, одна из главных задач спорово-пыльцевого анализа.

Изучая спорово-пыльцевые комплексы марганцевых отложений Читурского, Никопольского, Мангышлакского месторождений, ученые показали, что все эти месторождения имеют одинаковый возраст. В период отложения марганцевых руд наблюдалась смена лесной субтропической влаголюбивой растительности позднего эоцена более обедненной субтропической растительностью, а затем широколиственной лесной растительностью умеренного облика с участием субтропических элементов и смешанной хвойношироколиственной растительностью.

В каждом районе существуют эталонные разрезы тех или иных отложений с выделенными спорово-пыльцевыми комплексами. Изучение образцов, взятых из буровых скважин или отложений в соседних районах, и выделение из них спорово-пыльцевых комплексов позволяет проводить сопоставление с эталонными образцами для определения возраста.

Ученые изучили пыльцу и растительные остатки, найденных в желудке березовского мамонта, и установили много интересных вещей. В основном мамонт питался злаками и осоками, не брезговал полынью, подорожниками и зонтичными растениями. Установлено, что он мог питаться и ветвями деревьев, иногда папоротниками и мхами. Пыльца рассказала ученым, что мамонт и носорог обитали в бассейне Ангары и среднего Енисея, главным образом в лесных местностях с лугами вдоль рек. Тот же анализ показал, что деревьев на равнине тундрового типа не было, и мамонтам на Таймыре приходилось довольствоваться злаковой растительностью, осоками и другими травами.

Пыльца дикой кукурузы, найденная в пластах, возраст которых 60 тыс. лет, помогла определить, что родина кукурузы — Мексика.

С помощью спорово-пыльцевого анализа мы можем заглянуть в верхний палеолит, в жизнь самых далеких предков, установить, в каких местностях и в каких климатических условиях они жили, какими растениями питались. Этим способом можно датировать любые стоянки первобытных людей.

Он также помогает определять возраст и возникновение тех или иных групп растений. Изучение морфологии

пыльцы и спор позволяет ботаникам уточнить, а иногда и заново пересмотреть современные систематические построения.

Живая пыльца — подлинный кладезь самых ценных и высококалорийных веществ. В пыльце очень много белка, богата она углеводами, жирами, минеральными солями, ферментами, гормонами. Что касается витаминов, то такого количества, как в пыльце, их не встречается нигде в природе. Один грамм пыльцы содержит столько рутина (витамина Р), что им можно предохранить несколько десятков человек от инфарктов, кровоизлияний в мозг и в сетчатку глаза. Рутин называют «витамином молодости». Витамина А в пыльце содержится в 20 раз больше, чем в моркови! Много в ней и других витаминов — С, В, В₂, Е, РР, В₃, В₆, Н. Таким образом, пыльца может быть прежде всего важнейшим лечебным средством.

Целебные свойства меда во многом зависят от наличия в нем пыльцы растений. Существует даже такая наука — меллитопалинология, в задачу которой входит изучение состава перги и пыльцы в меде.

В то же время пыльца может явиться причиной возникновения некоторых видов аллергий. Особенно часто последние возникают во время цветения таких растений, как тимopheевка и амброзия.

Медикам очень важно определить, пыльца какого вида растения вызывает у данного больного аллергию.

Не обошлось без спорово-пыльцевого анализа даже в криминалистике.

Даже в литейном производстве используются споры и пыльца растений.

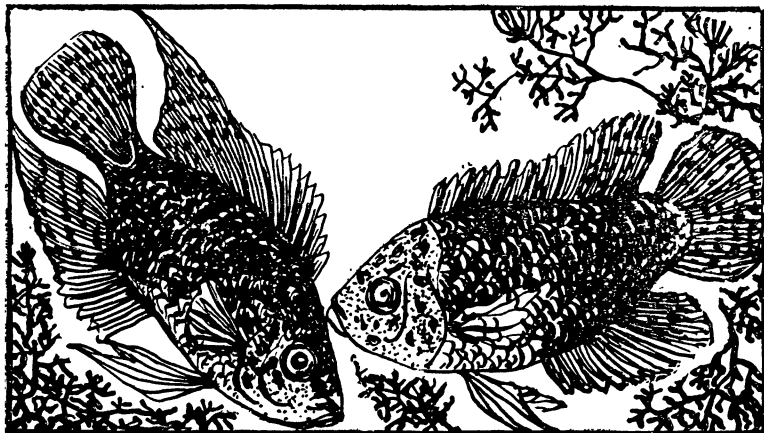
Трудно предсказать, в каких еще областях палинология проявит себя самым неожиданным образом, но можно быть твердо уверенным, что она поможет раскрыть немало новых интересных загадок природы.

ЛИТЕРАТУРА

Куприянова Л. А., Алешина Л. А., Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. I. Л., Наука, 1972.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л., Наука, 1978.

Сладков А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М., Наука, 1967.



Адаптация рыб и интенсивное рыбоводство

В. И. Чернышов,
кандидат биологических наук

Из общего количества белка, потребляемого человечеством, растительные и животные организмы суши, т. е. представители наземных экосистем (понятие экосистема включает в себя сообщество живых организмов и неживую окружающую среду), составляют около 98% и только 2% представлены водными организмами — гидробионтами. Однако если наземные экосистемы дают 93% растительного белка и 5% животного, то гидробионты поставляют 1,9% животного и 0,1% растительного, т. е. 30% потребляемого человечеством животного белка представлено гидробионтами, из которых 29% составляет рыба.

Малый процент хозяйственной эксплуатации экосистем предопределял до недавнего времени использование технологии первобытнообщинного строя (охоту и собирательство). Однако возрастающий дефицит пищевого белка при наблюдающемся темпе роста технических возможностей промысла обоснованно позволяет считать, что к 1990 г. человечество будет вылавливать рыбы до 120—150 млн. т в год (в 1976 г. было выловлено 75 млн. т).

При такой тенденции развития промысла организация новых рациональных форм хозяйственного использования биологических ресурсов водоемов приобретает большое социально-экономическое значение.

В настоящее время наряду с освоением новых рыбных и нерыбных запасов быстрыми темпами развивается интенсивное водное хозяйство (морская и пресноводная аквакультура). По своей технологии аквакультура (морская и пресноводная) — это принципиально новый этап хозяйственного использования биологических ресурсов морей и пресных водоемов. Научно-техническим и экономическим содержанием этого этапа является разработка способов формирования высокой биологической продуктивности аквакультуры, а именно: промышленного способа выращивания полезных для человека водных организмов. Биологическая продуктивность искусственных экосистем аквакультуры может быть значительно выше естественных.

Теоретические и экспериментальные основы аквакультуры формировались такими известными советскими биологами, как С. Н. Скадовский, Г. В. Никольский, П. А. Моисеев, Н. С. Строганов, М. И. Шатуновский. В настоящее время наиболее разработан способ акклиматизации водных организмов в естественных и искусственных условиях. При этом адаптивность особей во многом определяет весь процесс акклиматизации. Адаптацию (процесс приспособления строения и функций организмов и их органов к условиям среды) рассматривают как первую фазу акклиматизации, которая в своей основе зависит от пластичности цитоплазмы, клеток, тканей и т. д.

Адаптация возникает и развивается под воздействием трех основных факторов органической эволюции: изменчивости, наследственности и естественного отбора (а также искусственного, т. е. производимого человеком). Начальной стадией адаптации являются наследственные адаптивные реакции организма (модификации) на изменение условий существования. Эти модификации объединяются понятием «адаптация физиологическая», которая включает в себя совокупность физиологических реакций, лежащих в основе приспособления организма к изменению окружающих условий, и направлена на сохранение относительного постоянства его внутренней среды — гомеостаза. В результате физиологической адапта-

ции повышается устойчивость к холоду, теплу, недостатку кислорода, изменениям барометрического давления, солености и другим экологическим факторам. Происходящие при этом в организме изменения касаются всех уровней организации — от субклеточно-молекулярного до целостного организма. В ходе физиологической адаптации к необычным (экстремальным) экологическим условиям в клетках организма происходят глубокие изменения, затрагивающие молекулярные основы наследственности, в результате чего возникают мутации (изменения материальных носителей наследственности — генов, определяющие новообразование признаков и свойств организма). Мутации и их комбинирование (гетерозиготность) под контролем отбора становятся источником адаптации, тогда как отбор приобретает значение ведущего, творческого фактора в адаптации организмов.

Современная биотехника аквакультуры в значительной степени базируется на эмпирических (опыт, полученный в процессе практики) принципах выращивания рыбных и нерыбных объектов, что делает ее менее эффективной, чем это возможно. Накопленный опыт по заводским методам рыбоводства и выращивания нерыбных объектов показывает, что стремление максимально интенсифицировать прирост биомассы только за счет оптимизации физических и химических параметров искусственных экосистем, какими являются прудовые, садковые и бассейновые хозяйства, без формирования повышенной адаптивности особей сопряжено со снижением устойчивости объектов культивирования к инфекционным, инвазионным и незаразным болезням.

Поэтому познание механизмов адаптивности является одной из актуальных задач, стоящих перед рыбохозяйственной практикой. В частности, считают, что для акклиматизации новых видов и эффективной организации интенсивного рыбоводства главной задачей является поиск методов воздействия на физиологические процессы, способствующие увеличению «экологической прочности» всего организма, т. е. повышающие его жизнеспособность. В этом направлении проводятся исследования и уже получены весьма перспективные для рыбоводства данные.

Прежде чем перейти к изложению этих данных, необходимо сформулировать представления о функционировании биологических мембран живой клетки, которые сфор-

мировались в молекулярной биологии в результате развития идей советских биофизиков Н. М. Эмануэля, Б. Н. Тарусова, Ю. П. Козлова, А. И. Журавлева, Е. Б. Бурлаковой о цепных процессах свободнорадикального окисления структурных липидов. Эти представления базируются на данных, полученных на тканевом уровне — в экспериментах с животными, и на молекулярном — в экспериментах с моно- и полимолекулярными моделями.

Клеточные мембраны — это жизненно важные структуры, без которых клетка не может существовать. Они образуют не только наружную оболочку клетки, но во многих случаях также сложную систему складок и замкнутых полостей внутри клетки. Органическое вещество клеток животных состоит в основном из соединений трех классов: белков, нуклеиновых кислот и липидов. Установлено, что в одной печеночной клетке всем известного карпа содержится: белков — $40 \cdot 10^9$ молекул; липидов — $150 \cdot 10^9$; воды — $225 \cdot 10^{12}$; мелких молекул — $299 \cdot 10^{10}$. Уже эти данные показывают, что клетка содержит огромное число молекул. Биологическую роль белков и нуклеиновых кислот мы начинаем понимать довольно хорошо. С липидами дело обстоит несколько хуже. Они выполняют одновременно структурную и метаболическую роль. Легко экстрагируются из тканей органическими растворителями и, следовательно, доступны для всестороннего изучения. Фосфолипиды, которые в большинстве тканей составляют больше половины общего количества липидов, находятся почти исключительно в клеточных мембранах. Молекула фосфолипида состоит из двух частей: водорастворимой концевой группы (глицерин и фосфорная группа) и водонерастворимой концевой группы (жирные кислоты).

При классификации фосфолипидов сначала основное внимание обращали на их растворимость в спирте. Растворимые фосфолипиды называли лецитинами, нерастворимые — кефалинами. Эти термины применяются и по сей день, но теперь они просто обозначают неочищенные фракции фосфолипидов.

В клеточных мембранах молекулы фосфолипидов располагаются таким образом, что их водонерастворимые компоненты (жирные кислоты) направлены друг к другу, а их водорастворимые компоненты направлены наружу и рыхло связаны со слоем белка. В структуру мембран

входит система ферментов — белков катализаторов, которые обеспечивают высокоупорядоченное течение химических реакций в мембранах и клетке в целом.

Было установлено, что в живой клетке протекают два вида химических реакций с участием кислорода: биологическое окисление (ферментативное) и небиологическое автоокисление (свободнорадикальное). Если биохимическое окисление происходит с участием ферментов, то свободнорадикальное автоокисление в клетке протекает на поверхности раздела фаз мембранных образований с участием свободных радикалов — валентноненасыщенных осколков молекул и атомов, обладающих исключительно высокой химической активностью, при одновременном присутствии широкого набора промоторов и ингибиторов окисления, которые соответственно ускоряют или замедляют этот процесс.

В реакциях автоокисления выделяют три качественно различных этапа: инициирование, развитие и обрыв цепей.

Инициирование может осуществляться активными факторами физической и химической природы (свет; гамма- и рентгеновские лучи; фоточувствительные красители; продукты автоокисления; ионы тяжелых металлов; соединения, образующие свободные радикалы и т. п.). При этом вероятность инициирования свободнорадикального окисления в значительной степени определяется субстратом окисления. В биологических системах наиболее предрасположены к автоокислению свободные жирные кислоты и жирные кислоты, входящие в структуру липидов (жирнокислотные ацилы).

Первичными продуктами этих реакций являются такие нестабильные соединения, как гидроперекиси, которые, распадаясь на свободные радикалы, автокатализируют окисление. Разрушение гидроперекисей приводит также к образованию вторичных продуктов окисления: кетонов, альдегидов, эпоксидов, кислот, углекислого газа и т. п. Большинство из этих продуктов биологически активно и обладает свойствами плазматических ядов, т. е. способны вызывать необратимые нарушения компонентов и структур клетки.

Обрыв цепей в реакциях автоокисления происходит в основном при наличии ингибиторов (антиокислителей) и их промоторов — веществ, усиливающих действие антиокислителей. Антиокислители, вступая в реакцию с ради-

калами, восстанавливают их, а сами переходят в химически малоактивные состояния.

Для соотношения ферментативного окисления и автоокисления показательны два функциональных состояния живой клетки: нормально метаболизирующая — в оптимальных условиях и адаптивно метаболизирующая — в изменившихся, неоптимальных условиях.

В нормально метаболизирующих клетках качественный состав и пространственная (конформационная) структура липопротеинового комплекса мембран соответствуют оптимальному энергетическому и пластическому обмену. При этом удельный вес свободнорадикального окисления незначителен.

В адаптивно метаболизирующей клетке при воздействии на нее внешних и внутренних факторов физической или химической природы, не приводящих к моментальной гибели, значительно изменяются качественный состав и конформационная структура биомембран. Эти изменения продолжаются до тех пор, пока не сформируется липопротеиновый комплекс, соответствующий оптимальному энергетическому и пластическому обмену в условиях, измененных действующим фактором. При этом в результате разборки (ресинтеза) структурных липидов в клетке накапливается значительное количество свободных жирных кислот, которые, оказываясь материалом свободнорадикального окисления, являются предшественниками образования плазматических ядов (эндотоксинов).

На кафедрах гидробиологии и биофизики Московского государственного университета были проведены специальные исследования с целью изучения молекулярных основ физиологической адаптации рыб (с учетом особенностей индивидуального развития) к экологическим факторам: абиотическим (температура, содержание кислорода, соленость), биотическим (инфицирование, интоксикации продуктами метаболизма одноклеточных водорослей) и антропогенным (интенсивные формы рыбоводства и незапланированные последствия промышленной деятельности человека — интоксикации солями тяжелых металлов, фенолом, нефтепродуктами).

Оказалось, что в «контроле» свободнорадикальные реакции участвуют в эмбриональном развитии (в эмбриогенезе) выюна, осетра, севрюги, белуги на всех стадиях и, следовательно, являются физиологической нормой. Роль этих реакций и их ингибиторов — биоантиоксидан-

лей заключается, вероятно, в торможении роста (пролиферации) и стимулировании дифференцировки эмбриональных тканей.

Интенсивность реакций оказалась специфичной для стадий эмбриогенеза. В икре на стадиях дробления и формирования органов происходят увеличение (в 2—3 раза) продуктов свободнорадикального окисления (липоперекисей и малонового диальдегида) и синхронные изменения гемолитической активности липидов (способности разрушать мембранные структуры клеток, в частности, эритроцитов) при уменьшении количества антиокислителей. В составе липидов на этих стадиях происходит увеличение количества свободных жирных кислот и лизофосфотидов с одновременным снижением содержания лецитинов и кефалинов. Такие изменения характерны для процессов деструкции липопротеиновых комплексов и активизации ресинтеза структурных липидов. О том же свидетельствует увеличение относительного содержания ненасыщенных жирных кислот, в основном линолевой, линоленовой и арахидоновой. Следовательно, на стадиях дробления и формирования органов в развивающейся икре в результате специфики липидного обмена складываются хорошие условия для развития свободнорадикального автоокисления и накопления продуктов, обладающих свойствами плазматических ядов. Последнее является одной из причин известной чувствительности этих стадий к изменениям экологических факторов.

В прямой связи с наличием в яйцеклетке свободнорадикального автоокисления липидов и антиокислителей находится и жизнестойкость икры. Так, при сравнении изученных осетровых оказалось, что липиды икры осетра отличаются самой высокой антиокислительной активностью, низкой окисляемостью, наименьшим содержанием продуктов свободнорадикальных реакций и самой малой гемолитической активностью. Именно икра осетра отличается, как известно, самой высокой среди осетровых жизнестойкостью.

В постнатальный (послеэмбриональный) период у рыб происходят характерные возрастные изменения уровня свободнорадикального окисления липидов тканей. Показательны в этом отношении результаты исследований карпов, выращенных в оптимальных условиях и при одинаковой полноценной диете. Оказалось, что в процессе их старения в липидах печени увеличивается содержание

перекисей и возрастает их гемолитическая активность, а антиокислительная активность снижается. Выявленная закономерность позволяет полнее понять, почему с возрастом рыбы подвержены заболеваниям больше, а чувствительность к токсическим веществам выше.

В представленных исследованиях интенсивность всех экологических факторов (температуры, концентрации газов, кислотности, солености, сбалансированности кормов и т. п.) поддерживали на оптимальном уровне. В таких условиях изменения в состоянии липидов тканей рыб были классифицированы как физиологическая норма.

В специальных экспериментах для выявления изменений в интенсивности свободнорадикальных реакций при эмбриональном развитии выюна в неоптимальных условиях икру на стадиях дробления и формирования органов помещали на 30 мин в воду, содержащую такой распространенный загрязнитель, как нефть. Оказалось, что даже такое непродолжительное воздействие фактора, интенсивность которого значительно ниже предельно допустимой, вызывает в липидах икры достоверное увеличение гидроперекисей и повышение гемолитической активности. Причем на стадиях дробления в большей степени, чем на стадиях формирования органов. Следовательно, свободнорадикальное окисление на стадиях дробления способно угнетать адаптивные процессы сильнее, чем на стадиях органогенеза. Действительно, икра выюна на стадии дробления чувствительнее к нарушениям режима инкубации, чем при формировании органов.

Действие на рыб в постнатальный период неоптимальных интенсивностей экологических факторов было изучено в экспериментах по физиологической адаптации карпа к изменениям температуры и концентрации кислорода, солености, интоксикации неорганическими и органическими ядами, к инфицированию, а также белого амура, атерины и жереха красногубого, обладающих разным типом осморегуляции, — к засолению и опреснению. В этих экспериментах были получены некоторые неожиданные результаты.

В тканях и органах адаптивные перестройки структурных липидов в основном имели общий характер. Во всех тканях, но в разной степени (в зависимости от природы и интенсивности фактора) для начала адаптивных перестроек было характерно увеличение количества свободных жирных кислот и лизосоединений с одновремен-

ным уменьшением фосфолипидов. В свободных жирных кислотах увеличивалось в 2—3 раза относительное содержание ненасыщенных кислот, в основном олеиновой, линолевой и линоленовой. В экспериментах с нелетальным исходом эти соотношения компонентов липидов возвращались к исходным. Однако относительное содержание насыщенных и ненасыщенных жирнокислотных ацилов фосфолипидов в эксперименте всегда отличалось от контроля. При летальном исходе, т. е. когда подопытные рыбы погибали, полного восстановления соотношений в компонентах липидов не происходило. При этом характерным было повторное увеличение относительного содержания свободных жирных кислот и лизосоединений.

Во всех экспериментах свободнорадикальное окисление развивалось по общей схеме, состоящей из трех периодов. Для первого периода характерно повышение антиокислительной активности липидов тканей, для второго — уменьшение. Третий период наблюдался только в опытах с летальным исходом. Для него характерно повторное увеличение антиокислительной активности перед гибелью. В первом периоде у рыб отмечается повышенная двигательная активность, во втором — постепенное замедление реакции на раздражители. При летальном исходе этот процесс прогрессирует, а при нелетальном — нормализуется. В третьем периоде рыбы, как правило, утрачивали рефлекс ориентации — опрокидывались и плавали у поверхности. В длительности каждого периода специфики не обнаружено.

Рыбы, переведенные в условия контроля в течение первого и второго периодов, как правило, выживали. Переведенные в третьем периоде почти всегда погибали.

Изменения антиокислительной активности совпадали с изменениями количества перекисей в липидах и их гемолитической активностью.

В ходе этих исследований было установлено, что одной из сторон физиологической адаптации рыб на субклеточном уровне является активизация ресинтеза структурных липидов. В результате этого возрастает количество промежуточных компонентов, не стабилизированных мембранной структурой и подверженных свободнорадикальному окислению. При нелетальном исходе после ресинтеза активизируется синтез новых липидных компонентов, которые формируют новые качества липопротеиновых комплексов мембран клеток. При летальном исхо-

де такой нормализации не происходит. Кроме того, постоянное присутствие в клетке (в цитоплазме) и плазме крови гемолитически активных продуктов является причиной модификации функций биомембран, отравления простетических групп коферментов и дальнейшего свободнорадикального окисления структурных липидов. В ходе физиологической адаптации рыб в тканях образуются аутоксины (продукты ресинтеза и свободнорадикального окисления структурных липидов) — патогенный фон биохимических реакций и адаптивных перестроек клеточных структур.

При выращивании в одинаковых условиях рыб на полноценных кормах отношение уровней антиокислительной активности липидов печени к липидам жабр выше у карпов, карасей и осетров, чем у толстолобиков и амуров. Карпы, караси и осетры относятся к экологически пластичным видам, легко приспосабливаются к новым условиям обитания, в то время как толстолобики и амурсы нуждаются в повышенном потреблении кислорода. Вследствие этого указанные виды по-разному переносят одинаковые условия. Экологические условия хозяйства для толстолобика и амурса были не оптимальны, поэтому поддержание на стационарном уровне свободнорадикального окисления в активно работающем органе — жабрах у них достигалось за счет повышенного расходования антиокислителей, поступающих из других органов, в частности из печени. Этим можно объяснить низкий уровень антиокислительной активности липидов печени и высокий — жабр.

При выращивании рыб в садках (в частности, карпов и осетров) в условиях сверхплотной посадки в популяции наблюдается большая вариабельность по скорости роста. У быстро растущих карпов и осетров липиды печени имеют значительно меньшую антиокислительную активность, чем у медленно растущих. В жабрах, наоборот, у быстро растущих особей антиокислительная активность выше, чем у медленно растущих. По-видимому, у особей определенного генотипа, для которых условия сверхплотной посадки являются оптимальными и они вследствие этого быстро растут, хорошо налажено обеспечение жабр антиокислителями, поступающими в результате гуморальной авторегуляции из печени. Такое предположение правомерно, так как в представленных выше экспериментах было установлено, что при изменении таких эколо-

гических факторов, как температура, соленость, концентрация кислорода, в жабрах в первую очередь осуществляется гомеостаз (относительное постоянство состава и свойств внутренней среды) организма в целом, причем этот процесс ярко выражен во взаимодействии антиоксидантов и свободных радикалов. В жабрах медленно растущих рыб концентрация (активность) антиоксидантов низкая и, следовательно, вероятность возникновения и интенсивность свободнорадикального окисления высокая. Имеются данные и о высокой (в 4—6 раз) окисляемости липидов. Все эти данные свидетельствуют о различии особей по такому признаку, как предрасположенность структурных липидов к свободнорадикальному окислению, и об участии свободнорадикальных реакций в формировании молекулярных основ физиологической адаптации рыб к условиям, не свойственным экологии вида.

Несмотря на большой фактический материал, характеризующий протекание процессов перекисного окисления в нормально метаболизирующих тканях представителей различных систематических групп, сегодня еще нет убедительного ответа на вопрос о том, для чего клеткам необходимы перекисные соединения (в малых концентрациях). Однако опасность накопления в клетке больших количеств перекисей липидов уже не вызывает сомнения. Было установлено, что процесс перекисного окисления липидов в биологических мембранах существенно изменяет (модифицирует) структурно-функциональную целостность субклеточных органелл.

Итак, при исследовании молекулярно-биологических основ физиологической адаптации было установлено достоверное увеличение (в некоторых случаях значительное) перекисей в липидах тканей при развитии рыб в неоптимальных экологических условиях. Реакции свободнорадикального окисления липидов сопровождали или являлись причиной многих патологических изменений. Поэтому эти реакции и связанные с ними нарушения в биохимических процессах физиологической адаптации к обстановке, не свойственной экологии вида, были классифицированы как свободнорадикальная патология. Одновременно была выявлена гуморальная (осуществляемая через жидкости организма — кровь, лимфу) регуляция антиоксидантами свободнорадикального окисления и зависимость адаптивности рыб от наличия в их тканях

антиокислителей. Последнее стало основанием для поиска способов профилактики свободнорадикальной патологии.

Ключевое значение для промышленного рыбоводства имеют выростные хозяйства, в которых получают жизнестойкую молодь для пополнения естественных ресурсов морей и пресных водоемов или для товарного выращивания в промышленных хозяйствах. Поэтому разработка способа профилактики свободнорадикальной патологии эмбрионального развития имела широкую народнохозяйственную перспективу. Лабораторными экспериментами было установлено, что такой антиокислитель, как α -токоферол (меченый по тритию), включается в липиды икры выюна и севрюги на всех стадиях с активизацией сорбции в конце гастрюляции, затем с момента начала пульсации сердца и до выклева. На этих стадиях, как уже отмечалось выше, происходит усиленное расходование запасенных в икре антиокислителей, накопление продуктов свободнорадикального окисления и увеличение гемолитической активности липидов. Поэтому поглощение из внешней среды токоферола именно на этих стадиях физиологически оправданно и является, вероятно, одним из авторегуляторных механизмов в оптимизации эмбрионального развития.

Действительно, при инкубации икры выюна в среде, содержащей α -токоферол в сочетании с синергистом — убихиноном Q_{10} , процент мертвой икры перед выклевом личинок в 1,5—2 раза был меньше, чем в контроле. Выход личинок из икры проходил равномернее. Количество уродливых личинок значительно меньше (9% по сравнению с 26% в контроле), а нормально развивающихся на 6-е сутки — значительно больше, чем в контроле (62 и 29% соответственно). При содержании в среде другого сочетания антиокислителей и их синергистов были получены следующие результаты. Пирогаллол, α -токоферол и убихинон Q_{10} : мертвая икра при выклеве составляла 5%, нормально развивающаяся — на 6-е сутки до 92% личинок при высокой однородности популяции, а на 30-е сутки — 85% (в контроле 10%), при минимальном и максимальном размере особей в популяции 8 и 12 мм (в контроле 3 и 10 мм). Сопоставимые результаты были получены при обработке икры выюна через 10—20 мин после оплодотворения комплексом антиокислителей, состоящем из аскорбиновой кислоты и β -каротина.

При инкубации икры севрюги в неоптимальных по температуре и газовому режиму условиях, но с добавлением в воду антиокислителей (α -токоферола и убихинона Q_{10}) уже не 7-е сутки после выклева в контроле (без добавления антиокислителей) погибли все личинки, в опыте — только 30%.

Таким образом, в настоящее время установлено, что при физиологической адаптации рыб к условиям, не свойственным экологии вида, в их тканях протекает как биохимическое, так и свободнорадикальное окисление. При этом относительное динамическое постоянство состава и свойств внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций организма (гомеостаз) на разных уровнях физиологической интеграции (от клетки до организма в целом) обеспечивается и взаимодействием антиокислителей со свободными радикалами. Так же как и общие защитные реакции, процесс свободнорадикального окисления в своем развитии имеет общие неспецифические черты так называемого «адаптационного синдрома». (Понятие адаптационного синдрома в современной физиологии включает в себя совокупность общих защитных реакций, возникающих в организме животных и человека при действии значительных по силе и продолжительности внешних и внутренних раздражителей, эти реакции способствуют восстановлению нарушенного равновесия и направлены на поддержание гомеостаза.)

Начальным звеном приспособления рыб к необычным условиям служили рефлекторные процессы (защитные — стремление уйти из зоны действия фактора), затем включались гуморальные механизмы, в частности, перераспределение между органами, функционально в разной степени нагруженными, тканевых антиокислителей. Одним из признаков адаптационного синдрома было нарушение обмена веществ с преобладанием процесса распада (по тканям и органам уменьшается количество фосфолипидов, увеличивается содержание свободных жирных кислот и лизофосфотидов). Развитие синдрома проходило во второй стадии — в экспериментах с нелетальным исходом, т. е. не приводящим к гибели рыб, и в третьей стадии — с летальным.

На первой стадии — **тревоги** в тканях на фоне повышения антиокислительной активности структурных липидов увеличивается количество мембраноактивных веществ (лизофосфотидов и липоперекисей). Во второй ста-

дии — **резистентности** состояние организма нормализуется. В структурных липидах формируются новые качества липопротеиновых комплексов мембран клеток — оптимальные в новых экологических условиях. Это следует из новых соотношений насыщенных и ненасыщенных жирнокислотных ациллов в фосфолипидах и возвращения к норме антиокислительной активности липидов, количества лизофосфотидов и липоперекисей. Если действие раздражителя велико по силе и продолжительности, то такой нормализации не происходит. В этом случае в клетке и плазме крови постоянно присутствуют гемолитически активные продукты, которые могут являться причиной модификации функций биомембран, снижения физиологической эффективности энергетического обмена и угнетения пластического. Эту ситуацию наблюдали на тепловодном садковом хозяйстве. Такое состояние свободнорадикального окисления часто сопутствовало формированию третьей стадии адаптационного синдрома — **истощению**. Для этой стадии характерно значительное увеличение в тканях количества мембраноактивных продуктов ресинтеза (лизофосфотидов) и свободнорадикального окисления (липоперекисей).

Рассмотрение процесса свободнорадикального окисления в рамках теории адаптационного синдрома позволило определить действие биологических антиокислителей на свободные радикалы тканевых липидов как одну из общих защитных реакций организма, направленную на поддержание постоянства внутренней среды, а неконтролируемое антиокислителями свободнорадикальное окисление — как патологию со свойственной только ей причиной возникновения и развития (этиологией). Длительная активация свободнорадикального окисления приводит к накоплению таких количеств перекисей липидов в тканях рыб, при которых неизбежно наступают патологические изменения с рядом характерных симптомов: вялость, ослабление реакций на внешние раздражители, изъязвление слизистой оболочки жабер, желудочно-кишечного тракта, повышение хрупкости кровеносных капилляров, анемия, преобладание дистрофических процессов над регенераторными, торможение роста и потеря веса, снижение физиологических показателей половых продуктов, преждевременное старение.

В современной литературе по экологической физиологии большое внимание уделяют механизмам адаптации

на субклеточном уровне физиологической интеграции. Обсуждают, в частности, возможные молекулярные основы так называемой «вегетативной памяти» и «цены» адаптации. Эти механизмы целесообразно представить детальнее.

Работами советского эколога и физиолога А. Д. Слонима установлено, что при существенных изменениях внешней среды способных нарушить гомеостаз, начинает действовать состоящая из многих звеньев реакция адаптации. Одну из ведущих ролей при этом играет нервная система, в особенности ее гипоталамический отдел. Как в гипоталамусе, так и в других участках центральной нервной системы изменяется клеточный обмен, в частности, обмен важнейших биологических макромолекул — РНК и белков. При этом метаболизм остается измененным длительное время после возвращения внешней среды к исходному уровню. Таким образом, если гомеостаз нарушится вновь, то адаптивные реакции будут протекать на фоне измененного метаболизма нейронов. Следовательно, сдвиги обмена РНК и белков в нервной системе необходимо рассматривать как биологически целесообразные, способствующие более эффективному развитию адаптации. Оказалось, что после нормализации деятельности вегетативных систем организма память об их перестройке какое-то время еще хранится. Этот механизм и был назван вегетативной памятью. Далее, анализируя характер адаптивных изменений в организме под воздействием факторов разной природы, обнаружили, что процесс индивидуальной адаптации помимо физиологических реакций, направленных на поддержание гомеостаза, сопровождается изменениями в организме, которые могут быть квалифицированы как патологические явления. Эти явления были объединены понятием «цена» адаптации. С другой стороны, биофизиками в экспериментах с биологическими макромолекулами установлено, что перекиси липидов способны инактивировать многие важнейшие ферменты клетки, в том числе протеиназы и РНК-азы, обеспечивающие синтез белков и рибонуклеиновых кислот — РНК (полимеры, являющиеся носителями генетической информации). Было также обнаружено, что в присутствии перекисей липидов основной носитель генетической информации — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) — становится повышено чувствительным к мутагенным воздействиям.

Следовательно, образование в клетках тканей рыб определенного количества липоперекисей, с одной стороны, влияет на их вегетативную память, что приводит к снижению адаптивных возможностей организма, а с другой стороны, трансформирует изменения факторов экологической среды в изменения материальных носителей наследственности, что приводит к возникновению мутаций, и в дальнейшем, под контролем естественного (или искусственного) отбора,— к образованию функциональных и морфологических адаптаций. Такова одна из молекулярных основ «цены» адаптации и изменчивости как фактора органической эволюции.

Зависимость свободнорадикальной патологии, с одной стороны, от экологической ситуации, а с другой от наличия в организме «антиокислительного буфера» является основанием для использования этой патологии в качестве «индикатора» биологической полноценности экологической среды и для разработки способа формирования у рыб высокой жизнестойкости в условиях, несвойственных экологии вида, который имеет следующую рыбохозяйственную перспективу.

В условиях промышленных способов рыбоводства возможно направленное увеличение «антиокислительного буфера» икры путем составления специального корма, содержащего антиокислители, и внутримышечных инъекций самке комплекса антиокислителей и их синергистов. Это позволяет значительно снижать уровень перекисей липидов в структурных липидах клеток — «аутотоксинов» уже на стадии первых дроблений и повышать жизнеспособность развивающейся икры.

В период эмбрионального развития можно снижать количество аутотоксинов, помещая развивающуюся икру на определенное время в среду, содержащую антиокислители, что значительно уменьшает ее гибель и повышает жизнеспособность молоди.

При переходе на внешнее питание при введении в корм антиокислителей, можно ускорить рост и повысить устойчивость молоди рыб к повреждающим воздействиям и инфекционным заболеваниям. Эффективным с точки зрения профилактики свободнорадикальной патологии кормом является артемия и криль, содержащие в большом количестве такие биогенные антиокислители, как каратиноиды, токоферол, витамин А, аскорбиновая кислота и др.

Рыба, выращенная с учетом создания в ее тканях высокого «антиокислительного буфера», согласно работам отечественных биофизиков и практики японских рыбоводов, не погибает при транспортировке, а при хранении значительно большее время сохраняет исходные товарные качества.

Описанные методы, помимо профилактического для рыбоводства значения, имеют и другой, не менее важный аспект. Известно, что продукты питания человека с высоким содержанием биогенных антиокислителей (каротинов, токоферолов, лецитина и др.) являются физиологически более полноценными. Поэтому эффект повышения антиокислителей в тканях в результате профилактики свободнорадикальной патологии улучшает качества рыбы как продукта питания.

В условиях рыбоводных заводов, где молодь выпускают на естественный нагул, т. е. при пастбищном выращивании, антиокислительная профилактика, произведенная в периоды оогенеза, овогенеза и эмбриогенеза, может расширить ареал распространения данного вида в условиях водной среды, меняющейся под воздействием незапланированных последствий промышленной деятельности человека (антропогенных факторов).

Таковы, в кратком изложении, рыбохозяйственные перспективы активного воздействия на физико-химические механизмы формирования адаптивности клеток, тканей и организма в целом у рыб, вскрытых специалистами по молекулярной биофизике.

В заключение осталось сказать, что профилактика свободнорадикальной патологии антиокислителями эффективна при выращивании рыб (и нерыбных объектов) в плохих (неоптимальных) условиях. В хороших условиях созданный профилактикой «запас экологической прочности» не проявляется. Если учесть, что оптимизация физических и химических параметров промышленных хозяйств аквакультуры сопряжена с техническими устройствами, которые требуют значительных капиталовложений, то интенсификация прироста биомассы объектов культивирования еще и за счет формирования повышенной адаптивности особей на основе достижений в области молекулярной биологии (в частности, описанными способами) может иметь высокий экономический эффект.

ЛИТЕРАТУРА

Чернышов В. И., Телитченко М. М. Физико-химические аспекты развития патологических процессов у карпа при резких перепадах температуры, содержания кислорода в воде и интоксикациях ядами разной природы.— Вопросы ихтиологии, т. 13(78), 1973, с. 155.

Чернышов В. И., Исуев А. Р. О роли свободнорадикальных реакций в процессах эмбрионального развития выюна.— Вопросы ихтиологии, т. 18, вып. 1 (108); 1978, с. 117. Этиология свободно-радикальной патологии у осетровых в период эмбриогенеза.— Там же, т. 20, вып. 2(121), 1980, с. 334.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
<i>А. А. Кондрашин</i> , кандидат биологических наук, <i>В. Д. Самуилов</i> , доктор биологических наук. Солнце — энергия — жизнь	5
<i>В. Б. Полянский</i> , кандидат биологических наук. Возвращение зрения и слуха — проблема физиологии	30
<i>А. Х. Тамбиев</i> , кандидат биологических наук. Запахи в жизни животных и растений	57
<i>М. В. Гусев</i> , доктор биологических наук, <i>Н. Н. Кирикова</i> , кандидат биологических наук. Цианобактерии — особенности, структура и функции	70
<i>Г. П. Гапочка</i> , кандидат биологических наук. Пыльца растений — неожиданный инструмент познания	83
<i>В. И. Чернышов</i> , кандидат биологических наук. Адаптация рыб и интенсивное рыбоводство	93

БИОЛОГИЯ НАШИХ ДНЕЙ

Сборник

Составитель — кандидат биологических наук
Александр Хапачевич Тамбиев

Редактор *Н. Феоктистова*

Заведующий редакцией естественнонаучной литературы *А. Нелюбов*

Мл. редактор *Н. Карякина*

Художник *Э. Ипполитова*

Худож. редактор *М. Бабичева*

Техн. редактор *Т. Луговская*

Корректор *Р. Колокольчикова*

ИБ № 5313

Сдано в набор 09.11.81. Подписано к печати 22.06 82. А 11631. Формат бумаги 84×108¹/₃₂. Бумага тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 5,88. Усл. кр.-отт. 6,30. Уч.-изд. л. 6,0. Тираж 50 000 экз. Заказ 1—2886. Цена 35 коп.

Издательство «Знание». 101835, ГСП, Москва, Центр, проезд Серова, д. 4.
Индекс заказа 823709.

Главное предприятие республиканского производственного объединения «Полиграфкнига», 252057, Киев, ул. Довженко, 3.

Очерки
о ботанических,
зоологических,
физиоло-
гических
исследованиях:
об экологии
древнейших
организмов,
биоэнергетике
и других
интересных
проблемах,
имеющих
большое
теоретическое
и народно-
хозяйственное
значение.

